ORSAY
Série A
N d'Ordre
982

PARIJS

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU COMPLEXE *A. GAMBIAE* EN AFRIQUE DE L'OUEST

ARTICLE PRINCIPAL

recouvrant en partie la thèse de Doctorat ès-sciences
enregistrée au C.N.R.S. sous le numéro 7388

par

Jean COZ

soutenue le 20 juin 1972 à l'Université de Paris-sud, Centre d'Orsay, devant le Jury :

MM. J. BERGERARD
R. LE BERRE
Ch. BOCQUET

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549219_0042

Contribution à l'étude du complexe *A. gambiae* Répartition géographique et saisonnière en Afrique de l'Ouest [1]

J. COZ

Pharmacien-chimiste des Armées, Entomologiste médical de l'O.R.S.T.O.M.
Mission O.R.S.T.O.M. auprès de l'O.C.C.G.E. Bobo-Dioulasso

RÉSUMÉ.

Après un rappel historique et l'étude des méthodes utilisées : morphologie, biométrie, croisements de référence, cytotaxonomie, l'auteur étudie la répartition géographique des espèces A, B et melas, *appartenant au complexe* A. gambiae, *en Afrique de l'Ouest :* A. melas *ne se rencontre que sur le cordon littoral ; l'espèce A se trouve seule dans les zones très humides. Dans les zones de savane, les espèces A et B sont sympatriques, l'espèce B devenant prédominante lorsqu'on se dirige vers les zones sèches. En Haute-Volta, étudiée plus particulièrement, l'espèce A est prépondérante pendant la saison des pluies ; par contre, c'est l'espèce B qui domine en saison sèche et froide, c'est-à-dire en décembre, janvier, février. L'auteur estime que l'espèce A est plus anciennement installée dans cette partie de l'Afrique et que l'espèce B y est arrivée plus tard, venant de l'est, plus particulièrement du Soudan et de l'Ethiopie.*

SUMMARY.

After a short historical review and study of methods : biometry, reference crosses, cytotaxonomy, the author studies the geographical distribution of species A, B and melas *belonging to the complex.* A. gambiae *in West Africa.* A. melas *is met only on coastline. Species A is found alone in the very humid countries. In Savannah areas, species A and B are sympatric, species B becoming preponderant towards the dry zones. In Upper Volta more particularly studied, species A is preponderant during the rainy season ; on the other hand, species B rises above in cold and dry season (i.e. December, January, February). The author considers that species A is more ancient in this part of Africa and that species B had come later, from the East, specially from Sudan and Ethiopia.*

1. RAPPEL HISTORIQUE.

Anopheles gambiae Giles, 1902, Diptère Nématocère appartenant au sous-genre *Cellia*, série *Neomyzomyia*, section *Pyretophorus*, l'un des principaux vecteurs du paludisme humain en Afrique tropicale, est certainement un des moustiques sur lesquels les écrits et les travaux ont été les plus nombreux. La liste des synonymes et des variétés s'établit ainsi pour *A. gambiae :*

1902. *Anopheles gambiae* Giles, *A handbook of the gnats or Mosquitoes*, 2nd edition, **511.**
1900. *Anopheles costalis* Giles (nec Loew), *Liverp. Sch. trop. Med.*, Mem. n° **2,** 49.
1902. *Anopheles gracilis*, Donitz, *Z. Hyg. Infektkr.*, **41,** 76.
1903. *Anopheles gambiensis* Giles, *Liverp. Sch. trop. Med.*, Mem. n° **10,** 2.
1905. *Anopheles arabiensis* Patton, *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, **14,** 625.
1911. *Pyretophorus quadriannulatus* Theobald, *Union of S.A. Division of Veterinary Research, First Report, Pretoria, Govt. Printer*, p. 244.

Les autres espèces du complexe sont :

A. melas :

1903. *Anopheles costalis* var. *melas* Theobald, *Liverp. Sch. trop. Med.*, Mem. n° **10,** app. 2.
1931. *Anopheles gambiae* var. *melas* Evans, *Ann. trop. Med. Parasit.*, **25,** 443.

(1) Cet article fait partie d'une Thèse de Doctorat ès-Sciences, effectuée sous la direction du Professeur BERGERARD, Thèse soutenue à la Faculté des Sciences d'Orsay, le 20 juin 1972. Jury : Professeurs BERGERARD, LE BERRE, BOCQUET.

1944. *Anopheles melas* Ribbans, *Ann. trop. Med. Parasit.*, **38**, 85, 87.

A. merus :

1902. *Anopheles merus* Donitz, *Z. Hyg. Infektkr.*, **41**, 77.

1912. *Anopheles costalis* Edwards, *Bull. ent. Res.*, **3**, 247.

1957. *Anopheles gambiae litoralis* Halcrow, *E. Afr. med. J.*, **34**, 133.

1962. *Anopheles tangensis* Kuhlow, *Z. Tropenmed. Parasit.*, **13**, 443.

De ces différents noms, n'étaient retenus, jusqu'en 1962, que les deux suivants : *A. gambiae* et *A. melas* Theo., qui, du statut de variété, était passé à celui d'espèce ; les autres avaient subi la règle de priorité ou étaient tombés en synonymie. La position taxonomique d'*A. melas* n'était pas très nette, certains auteurs continuant à en faire une variété ou une sous-espèce d'*A. gambiae*.

Les premiers travaux permettant de cliver le groupe ou le complexe *A. gambiae* d'une façon nette sont ceux de MUIRHEAD-THOMPSON (1948) qui, en Afrique de l'ouest, à Lagos, croisa une forme d'eau douce du complexe avec *A. gambiae* var. *melas*, forme à larves d'eau salée ou saumâtre ; il obtint une première génération, F1, dont les mâles s'avérèrent ne pas être féconds. C'est en 1956, lors d'études sur la résistance aux insecticides d'*A. gambiae*, originaire d'Ambursa (Nord Nigeria) que DAVIDSON (1956) procéda au croisement de cette souche avec une autre originaire de Lagos (Sud Nigeria). Une étude du tractus génital mâle de la F1 montre que les mâles étaient stériles, avec testicules atrophiés. Les femelles de la F1 s'avérèrent, par contre, être fertiles. DAVIDSON entreprit alors de croiser de nombreuses souches d'*A. gambiae* d'eau douce originaires de toute l'Afrique, montrant l'existence de deux formes principales, l'une compatible avec la souche « Lagos », appelée forme A, la seconde avec celle d'Ambursa, appelée forme B (DAVIDSON et JACKSON, 1962 ; DAVIDSON, 1962 ; DAVIDSON, 1964 *a* et *b*). Sensiblement à la même époque, BURGESS (1962), au Libéria, croisait *A. melas* avec une forme d'eau douce (2) : il montrait que les mâles obtenus à la F1 étaient stériles ; il notait, de plus, une perturbation importante du rapport des sexes « sex-ratio » chez les descendants issus du croisement des mâles d'*A. gambiae* avec des femelles d'*A. melas ;* lors du croisement inverse, la « sex-ratio » était normale.

Une autre espèce du groupe était décrite à partir d'insectes est-africains par KUHLOW (1962) et PATERSON (1962) ; décrite par le premier auteur sous le nom d'*A. tangensis*, elle subissait la règle de priorité et prenait l'appellation *A. merus*.

La poursuite des études de croisements de souches connues avec des insectes sauvages amenait la découverte simultanée par PATERSON *et al.* (1963), d'une part, et DAVIDSON (1963), d'autre part, d'une troisième espèce d'eau douce est-africaine, appelée C.

A la demande de l'Organisation mondiale de la Santé, en vue de déterminer l'incidence de cette nouvelle conception sur la transmission du paludisme, divers chercheurs, en Afrique et à Madagascar, entreprirent d'étudier la répartition géographique des espèces du complexe *A. gambiae*. Dans un premier temps, ils adressèrent les œufs à G. DAVIDSON (3), puis procédèrent eux-mêmes aux déterminations (G. DAVIDSON, 1964 *b ;* COZ et HAMON, 1964 ; CHAUVET, 1969 ; COZ et BRENGUES, 1967 ; RAMSDALE et LEPORT, 1967 ; SERVICE, 1970 *a*, 1970 *b*).

2. METHODES ET TECHNIQUES.

2.1. *Captures.*

Les méthodes et lieux de capture diffèrent un peu suivant le but recherché ; la répartition géographique ou saisonnière utilise des moyens simples, comme la récolte dans les maisons, de jour, de femelles gorgées de sang ou gravides, ou la capture de nuit sur hommes et animaux, au moyen de moustiquaires-pièges. Ces méthodes permettent essentiellement la capture d'insectes qui sont en rapport direct ou indirect avec l'homme ; elles ne permettent peut-être pas d'approcher suffisamment les insectes exophiles. Aussi conviendrait-il, dans une phase ultérieure, d'étudier le complexe *A. gambiae*, loin des habitations, pour préciser certains aspects de la répartition géographique. Les femelles sont mises à pondre individuellement dans des tubes en plastique ou en verre de 7-8 cm de haut, 3-4 cm de diamètre ; les tubes sont recouverts de gaze tendue par un élastique ; dans chaque tube, on fait couler une petite quantité d'eau ; sur la gaze tendue, on place un tampon de coton hydrophile imbibé d'eau ou d'eau glucosée à 5 %. Le transport sur de longues distances de femelles s'effectue dans des gobelets en carton, dans le fond desquels, sur une couche de coton hydrophile humide, on plaque un disque de papier filtre. Ces gobelets sont fermés par du tulle moustiquaire tendu par un élastique. Il y a intérêt à placer les gobelets dans une caisse de carton et à la recouvrir avec des linges humides. Ces précautions s'expliquent par le fait que le transport sur de longues dis-

(2) Etant donnée notre connaissance actuelle de la répartition géographique du complexe *A. gambiae*, nous pensons qu'il s'agit de l'espèce A.

(3) G. DAVIDSON, Ross Institute, London School of Tropical Medicine and Hygiene, Londres WC 1.

UNIV. LEIDEN BIBL.

tances, nécessitant quelquefois plusieurs jours de voiture, ne va pas sans occasionner de mortalité importante. Il y a lieu de procéder, tous les jours, à une humidification des cotons qui se trouvent au-dessus et au-dessous des moustiques (4). La manipulation des anophèles exige les plus grands soins, et on aura quelquefois intérêt à ne les saisir qu'après anesthésie ; dans ce cas, les produits à conseiller sont, d'une part, le gaz carbonique (CO_2) et l'éther éthylique [(C_2H_5) 20] ; le chloroforme ($CHCL_3$) est à éviter, parce que causant une trop forte mortalité. Nous avons préféré l'éther éthylique au gaz carbonique, à cause de sa facilité d'emploi et de sa moins grande fugacité d'action.

2.2. *Elevages.*

La détermination des différentes espèces du complexe *A. gambiae* a nécessité l'établissement et le maintien de colonies de référence ; il a donc fallu mettre au point des méthodes d'élevage. Nous avons repris les méthodes de G. DAVIDSON, telles qu'elles sont décrites par GILLIES *et al.* (1961) et telles que nous les avons vu pratiquer au Ross Institute, en y apportant cependant quelques modifications dues à certaines difficultés inhérentes au milieu tropical et aux conditions quasi naturelles dans lesquelles se trouvent les salles d'élevage. Bien que cela puisse paraître paradoxal, il nous est apparu bien plus difficile d'élever les anophèles africains en Afrique qu'en Europe, où température et humidité peuvent être plus facilement standardisées.

— *Les œufs.* Ils sont recueillis le matin, quelques heures après leur ponte ; dans les cages de 30 × 30 cm, les pontes ont lieu au début de la nuit. En tube de verre, par contre, il n'est pas rare d'avoir des retards importants à la ponte, de l'ordre de plusieurs jours, et de voir celles-ci se produire au milieu de la journée.

Les pondoirs, dans les cages, sont constitués de boîtes de Pétri dont le fond est tapissé d'une couche de coton hydrophile humide, recouverte d'un disque de papier filtre. Les femelles déposent leurs œufs sur papier humide, pratiquement aussi bien que dans l'eau. Les feuilles de papier filtre recouvertes d'œufs sont recueillies le matin et placées pour vingt-quatre heures dans des boîtes de plastique fermées où l'on maintient une certaine humidité avec un morceau d'éponge imbibé d'eau. Le jour suivant, les feuilles sont enlevées et mises dans des bacs d'élevage ; cette attente de vingt-quatre heures, qui correspond sensiblement à la durée de l'embryogénèse chez *A. gambiae,* permet, lorsqu'on place les œufs dans l'eau, d'obtenir une éclosion immédiate et simultanée. Le grand avantage de cette éclosion massive est d'obtenir des larves qui ont la même taille et une production d'adultes, à partir de nymphes, qui n'est pas trop étalée dans le temps.

— *Les larves.* Le problème le plus important pour les larves est celui de la nourriture. DAVIDSON (*in* GILLIES *et al.*, 1961) ajoute à l'eau une touffe d'herbe, afin de fournir, vraisemblablement, les micro-organismes nécessaires à la croissance des jeunes larves ; la production d'herbe étant difficile en savane africaine, du moins en toutes saisons, nous avons ajouté à l'eau distillée une petite quantité d'eau de rivière, recueillie à quelques kilomètres de Bobo-Dioulasso dans une forêt classée ; l'eau était filtrée sur coton. L'adjonction d'eau de rivière prévient la formation, en surface de l'eau distillée, des voiles qui ne tardent pas à recouvrir la surface des bacs à larves et empêchent les jeunes larves de venir respirer à la surface. L'eau de rivière présente de plus un avantage sur les herbes ou le riz germé, que nous avons également essayé, c'est de ne pas colmater les filtres, lors du triage des nymphes qui s'effectue en fin de vie aquatique. En même temps que l'eau de rivière, nous ajoutons une cuillerée à soupe de jus d'épinard obtenu en écrasant les feuilles dans un mortier. Les épinards ont été choisis de préférence à d'autres jus de feuilles, pour la raison simple que ces plantes poussent toute l'année dans les jardins potagers de Bobo-Dioulasso. Des essais effectués avec des jus de graminées nous ont donné d'aussi bons résultats. Deux jours après leur éclosion, il est nécessaire de donner aux larves d'autres aliments, sous forme de Farex (aliment pour bébés) (GILLIES *et al., loc. cit.*) ou de toute autre nourriture à base de farines pour enfants ; nous avons, pour notre part, utilisé un mélange à parties égales de maïs entier pulvérisé et de Diase. Cette formule est expérimentale ; elle résulte d'essais effectués avec différentes farines pour enfants. Les quantités de farine à ajouter, d'abord toutes petites, deux fois par jour, vont en augmentant, jusqu'à la fin de la vie larvaire.

Dans les conditions de l'insectarium de Bobo-Dioulasso, qui ne subit aucune régulation thermique, si ce n'est le tamponnement exercé par les murs de la construction, la durée de la vie larvaire pour *A. gambiae* A, B et *A. melas* demande de 6 à 8 jours pour des variations thermiques allant de 20 à 30°C.

— *Les nymphes.* La durée de la vie nymphale est d'environ 24 heures. Les nymphes étaient séparées des larves en utilisant une particularité du mélange de larves et de nymphes et de nymphes plongées dans une eau glacée : lorsqu'elles sont placées dans de l'eau à température aussi proche que possible de 0°C, les larves tombent au fond, tandis que les nymphes restent à la surface. La technique consiste à recueillir le mélange de larves et de nymphes sur une passoire, à le rincer à l'eau distillée ; à ce stade, les brins d'herbe et les tiges de riz germé constituent une gêne. La passoire conte-

(4) L'analyse critique de nos résultats nous amène à nous demander si cette saturation en eau n'entraîne pas une mortalité différente des espèces A et B.

nant les larves et les nymphes est plongée dans un entonnoir en verre rempli d'eau glacée. L'entonnoir est fermé à son extrémité par un tube de caoutchouc et une pince. Les larves tombent au fond de l'entonnoir ; il ne reste plus qu'à ouvrir l'entonnoir et à recueillir, en deux temps d'abord, les larves, puis les nymphes.

Les nymphes sont ensuite mises dans des cristallisoirs, recouverts de troncs de cône en tulle plastique, qui sont placés dans des cages de 30 × 30 cm.

— *Les adultes.* L'éclosion se produisant en général au bout de 24 heures de vie nymphale, il convient, chaque matin, d'enlever le chapeau de tulle pour permettre aux moustiques éclos de s'envoler dans la cage. La nourriture des mâles consiste en sérum glucosé à 5 %. Les femelles sont gorgées sur lapin, deux fois par semaine. Les lapins sont placés sur le dos, sur des plateaux à contention, attachés par les quatre pattes ; les poils du ventre sont rasés. L'animal est ensuite renversé, en maintenant avec la main son abdomen, puis placé sur la cage de moustiques. Les lapins sont laissés environ un quart d'heure par cage.

L'activité sexuelle des mâles d'anophèles en cage constitue, le plus souvent, la pierre d'achoppement à laquelle se heurtent les entomologistes désirant lancer un élevage. L'activité sexuelle ne semble pas se manifester immédiatement après l'émergence ; durant les premières 24 heures, qui correspondent à une rotation de 180° du genitalia, le mâle n'est pas actif ; puis l'activité apparaît et atteint son maximum trois jours après la naissance. L'activité du mâle n'est pas liée uniquement à la présence de spermatozoïdes mûrs, ceux-ci s'observant à l'émergence et même chez la larve, lorsqu'on prolonge la vie larvaire, en abaissant la température (*obs. pers.*).

Nous avons fait une expérience visant à déterminer l'âge d'activité maximale des mâles. Dans une cage, vers les 15 heures, nous avons placé un certain nombre de nymphes ; le lendemain matin, qui constituait le jour 1 de notre expérimentation, nous avons retiré les nymphes non écloses et disséqué un certain nombre de femelles, pour examiner les spermathèques, puis de jour en jour, nous avons procédé à des dissections, jusqu'au septième jour, où il ne restait pratiquement plus de moustiques vivants ; durant la période d'observation, il n'a été fourni que de l'eau glucosée à 5 %. Les femelles d'*A. gambiae* ne sont fécondées qu'une seule fois dans leur vie. Les inséminations multiples sont très rares (Goma, 1963 *a*). L'activité sexuelle des anophèles ne se manifeste que de nuit et il est très difficile d'en saisir l'instant, aussi avons-nous pensé approcher le problème par un biais en examinant les femelles. Les résultats présentés (tabl. 1, fig. 1) nous donnent les pourcentages journaliers de fécondation. Les différences entre les pourcentages journaliers successifs donnent les taux journaliers d'insémination ou pourcentages de fécondation journaliers ; le taux journalier de fécondation est maximum les troisième et quatrième jours après l'éclosion.

Tableau 1. — Etude en cages de la fécondation des femelles d'*A. gambiae* A (souche Pala)

Nombre de jours après l'éclosion	Nombre de femelles disséquées	Spermathèques pleines	% de femelles fécondées (cumulé)	% de fécondation journalière
1	30	0	0	0
2	60	2	3,3	3,3
3	60	17	28,3	25
4	60	31	51,7	23,4
5	60	42	70	18,3
6	41	27	65,9	—
7	30	23	76,7	6,7
8	25	20	80	3,3

Dans un élevage, plus particulièrement dans des croisements de référence, il vaut mieux croiser les jeunes femelles avec des mâles plus âgés de deux ou trois jours.

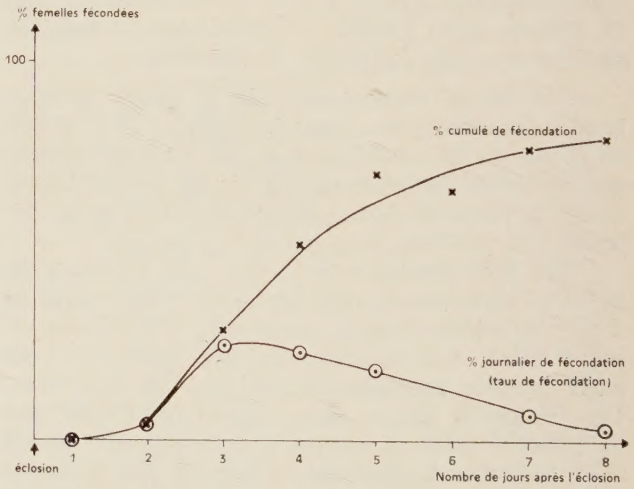


Fig. 1. — Etude en cages de la fécondation des femelles d'*A. gambiae* A (souche Pala)

En laboratoire, un repas de sang est, en général, insuffisant pour permettre une évolution ovarienne normale, et il est nécessaire de nourrir deux ou trois fois les femelles avant d'obtenir des pontes. Ces phénomènes ont également été observés dans la nature (Gillies, 1954 ; Brun, *comm. pers.*).

Les espèces A et B ont été élevées exactement dans les mêmes conditions de milieu ; les nourritures des

larves et des adultes ont été les mêmes ; pour les larves d'*A. melas,* élevées en quantité importante lors d'un essai de lutte biologique par lâcher de mâles stériles (DAVIDSON *et al.,* 1970), nous avons employé de l'eau salée (9 g de chlorure de sodium par litre).

2.3. *Méthodes de détermination.*

CROISEMENTS AVEC SOUCHES DE RÉFÉRENCE.

La méthode qui consiste à croiser la F1 d'*A. gambiae* inconnus avec des souches de référence est celle qui permit la découverte de quatre des cinq membres reconnus du complexe *A. gambiae.* Elle est utilisée depuis 1962 par DAVIDSON de façon systématique, sur des envois provenant de toute l'Afrique. Nous avons commencé nos élevages et isolé notre souche Pala A en 1964 ; dès 1965, tout en continuant nos envois d'œufs à Londres, nous commencions nos déterminations. En 1968, après de nombreux échecs pour établir une colonie d'*A. gambiae* B, nous demandions et recevions du Ross Institute une souche de Kano B.

La méthode est simple ; les nymphes sont mises à éclore individuellement ; les adultes sont séparés en mâles et femelles, et croisés :

mâles souche de référence × femelles inconnues,

femelles souche de référence × mâles inconnus.

Les œufs de ces croisements sont placés dans l'eau ; les mâles qui en sont issus sont recueillis et disséqués. S'il s'agit d'un croisement homogamique, les mâles sont fertiles ; ils sont stériles pour un croisement hétérogamique.

Pour L'HERITIER (1954), l'emploi des termes homogamique et hétérogamique doit être limité à des croisements intraspécifiques : il leur préfère l'appellation d'interspécifique lorsqu'il s'agit d'espèces différentes. Nous continuons à les utiliser, car la systématique typologique n'a pas encore donné officiellement le statut d'espèces aux membres du complexe *A. gambiae.*

Stérilité et fertilité sont appréciées en disséquant, sous loupe binoculaire, le tractus génital mâle. Les mâles sont tués au chloroforme, puis les testicules et les glandes annexes sont sortis dans une goutte d'eau physiologique (9 g ClNa/l).

Certaines stérilités sont très faciles à reconnaître ; ce sont celles où les testicules filiformes ne sont pas développés et où les seules cellules que l'on peut y observer sont de grosses rondes (spermatocytes, cliché n° 3). Les testicules peuvent présenter une taille normale ou subnormale (cliché n° 2), mais déchirés, ne laisser sortir que de grosses cellules plus ou moins arrondies (DAVIDSON, 1964 *a*), avec des débuts d'étirement. Quelquefois, à la dissection, on observe des spermatozoïdes présentant des monstruosités comme des épaississements sur le flagelle (clichés n^{os} 5 et 6). La classification en stérile ou fertile ne peut se faire qu'après déchirement des testicules et examen des spermatozoïdes.

Certaines autres modifications sont susceptibles d'apparaître chez les mâles stériles, en particulier sur les glandes annexes. Le plus souvent, chez les mâles stériles (clichés n^{os} 2 et 3), elles apparaissent décolorées à la périphérie ; chez les mâles fertiles, au contraire, la coloration semble plus dense (cliché n° 1). La substance jaune-orangé, élaborée par les glandes annexes, est émise lors de l'accouplement, sous forme de masse allongée que l'on retrouve légèrement incurvée dans l'oviducte pair de la femelle. Cette masse allongée (cliché n° 7) supporte une gouttelette de spermatozoïdes. Il s'agit vraisemblablement d'un spermatophore modifié (ALEXANDER, 1964) qui obstrue (« mating plug » de GILLIES, 1956) les organes génitaux de la femelle, pendant une période d'environ 24 heures.

Nous avons, en définitive, retenu comme critère de fertilité la présence de spermatozoïdes mûrs ; ceci fait peut-être pécher notre méthode par excès, car dans certains croisements hétérogamiques (Pala × Kano), il nous est arrivé d'observer des spermatozoïdes normaux, entourés, il est vrai, d'un très grand nombre de spermatozoïdes monstrueux.

Cette méthode est la meilleure dans l'absolu, mais elle présente toutefois un inconvénient majeur : elle nécessite un temps trop long pour la détermination ; il faut, en effet, près d'un mois avant de pouvoir nommer un insecte, ce qui ne vas pas sans inconvénient, lorsqu'il s'agit de biologie ; enfin, le nombre de croisements, à moins de disposer d'une infrastructure importante, est forcément limité.

ETUDES MORPHOLOGIQUES.

A. melas, d'une part, et les espèces dulçaquicoles A et B du complexe *A. gambiae,* d'autre part, qui se rencontrent en Afrique de l'Ouest, se différencient par quelques caractères morphologiques, entre autres, la forme des œufs et le peigne du huitième segment abdominal, chez la larve (RIBBANDS, 1944 *a ;* MUIRHEAD-THOMPSON, 1945 ; GELFAND H. M., 1954). La détermination d'après les œufs est, en général, assez facile, du moins quand les plaques dorsales des œufs sont très larges (*A. melas*) ou très étroites (*A. gambiae* s.l.). Dans les cas douteux qui peuvent se présenter, il suffit, en général, d'élever les larves et d'examiner les peignes larvaires (clichés n^{os} 8 et 9). Il nous est arrivé, en Côte d'Ivoire (COZ *et al.,* 1966) de trouver des œufs à plaques intermédiaires qui se sont révélés, après examen des larves, correspondre à des *A. gambiae* s.l. et des *A. melas.* De même, le caractère de distinction des peignes larvaires est quelquefois difficile à saisir. Entre des types *melas* et *gambiae* bien marqués, on peut parfois trouver des peignes intermédiaires (COZ *et al., ibid.*). L'existence de formes intermédiaires avait déjà été signalée par MARCHAL (1959). Cette méthode, malgré ses

inconvénients, est quand même intéressante, car elle permet un diagnostic rapide, même si elle n'a pas la précision des méthodes de croisement et cytomorphologiques.

MÉTHODES BIOMÉTRIQUES.

Après CORONEL (1962), COLUZZI (1964) entreprit la recherche de caractères morphologiques permettant de séparer les espèces du complexe *A. gambiae* et, plus particulièrement, les espèces A et B ; ne trouvant pas de caractères macroscopiques, il utilisa des méthodes biométriques.

Après différentes mesures et comptage des branches des soies, il observe des différences dans les distributions de certains caractères, la plus significative se trouvant entre les espèces A et B d'*A. gambiae,* originaires de Pala (Haute-Volta), village où nous avons nous-même travaillé plusieurs années. Le nombre de branches des soies larvaires prothoraciques n° 1 différait significativement entre les souches des espèces A et B, et l'auteur concluait en estimant que ce caractère était des plus prometteurs. COLUZZI (*ibid.*) donne comme moyenne du nombre de branches pour la soie prothoracique n° 1 de Pala A : 7,20, pour Pala B : 12,16. Nous avons obtenu, en 1965, pour Pala A élevé dans sa région d'origine : $\bar{x} = 16{,}419$ (effectif : 93, $s = 5{,}44$), pour des larves issues de femelles sauvages capturées à Pala : $\bar{x} = 15{,}467$ (effectif : 90, $s = 4{,}296$) et, enfin, pour des larves issues du croisement de la souche Pala de référence avec les moustiques sauvages analysés plus haut : $\bar{x} = 20{,}320$ (effectif : 103, $s = 4{,}770$) ; la dissection de 116 mâles issus de ce croisement indiquait qu'il ne s'agissait que de l'espèce A, tous les mâles étant fertiles.

Les *A. gambiae* A élevés et capturés dans la région de Bobo-Dioulasso (village de Pala) possédaient un nombre de branches beaucoup plus important que l'espèce B analysée par COLUZZI. On pourrait expliquer ce phénomène par le fait que les colonies de Pala, étudiées en Italie par cet auteur, avaient, auparavant, transité par Londres où elles avaient été maintenues plusieurs années. De plus, ces colonies avaient été établies à partir d'un nombre restreint d'individus. Ces colonies étant isolées, on voit l'installation possible de mécanismes de dérive génétique. A partir de la distribution théorique originale, en admettant qu'elle soit normale, nous obtenons, par dérive génétique, une série de gaussiennes séparées correspondant à différentes colonies. Une analyse biométrique effectuée dans une zone limitée, et plus particulièrement sur des colonies de laboratoire, risque donc d'amener à des conclusions erronées.

CHAUVET et DÉJARDIN (1968) ont poursuivi les recherches biométriques, estimant, comme nous, que le caractère présenté par COLUZZI (*loc. cit.*) ne pouvait être retenu ; ils ont pratiqué une étude exhaustive des soies larvaires et trouvé que la moyenne des branches de la soie mésothoracique n° 1 est représentative des espèces A et B de Madagascar, à condition toutefois que cette moyenne soit calculée sur un échantillon assez important. CHAUVET et DÉJARDIN (*loc. cit.*) présentent un tableau qui, tenant compte de la moyenne du nombre de branches et de l'effectif, permet de séparer les espèces dulçaquicoles du complexe *A. gambiae* à Madagascar.

Nous avons essayé d'utiliser les caractères de la soie mésothoracique n° 1 (nomenclature de PURI, 1928) et étudié : quatre souches de laboratoire, deux descendances de femelles sauvages et un croisement de femelles sauvages avec la souche Pala ; toutes ces colonies ou descendances ont été déterminées par croisement avec des souches de référence ou par examen cytomorphologique.

— Souche Kano - espèce B ($\bar{x} = 30{,}20$, $s = 3{,}198$, $n = 95$).
Conclusion (5) : espèce B.

— Souche Pala - espèce A ($\bar{x} = 29{,}692$, $s = 3{,}163$, $n = 104$).
Conclusion (5) : espèce B.

— Souche Bambey - espèce A ($\bar{x} = 29{,}396$, $s = 3{,}436$, $n = 83$).
Conclusion (5) : espèce B.

— Souche Bobo - espèce A ($\bar{x} = 31{,}887$, $s = 2{,}88$, $n = 53$).
Conclusion (5) : espèce plutôt A.

— Descendance (F1) d'une femelle A sauvage, originaire de Soumousso ($\bar{x} = 29{,}837$, $s = 2{,}878$, $n = 43$).
Conclusion (5) : espèce B.

— Descendance (F1) d'une famille A sauvage, originaire de Pala ($\bar{x} = 29{,}192$, $s = 2{,}45$, $n = 78$).
Conclusion (5) : espèce B.

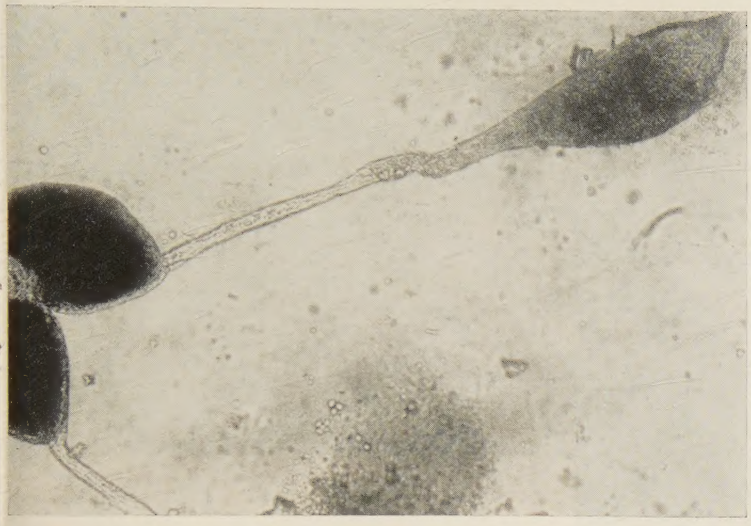
— Croisement souche de Pala A par du Pala sauvage A ($\bar{x} = 29$, $s = 2{,}410$, $n = 32$).
Conclusion (5) : espèce B.

CHAUVET et DÉJARDIN (*loc. cit.*) proposent également de déterminer les espèces A et B en établissant la proportion de larves porteuses de soies suturales internes à deux branches ; d'après ces auteurs : « La proportion vraie pour A est au moins égale à 0,4311 ; pour B, elle est au plus égale à 0,1135. Chacune de ces limites est fixée au niveau de confiance 0,95. »

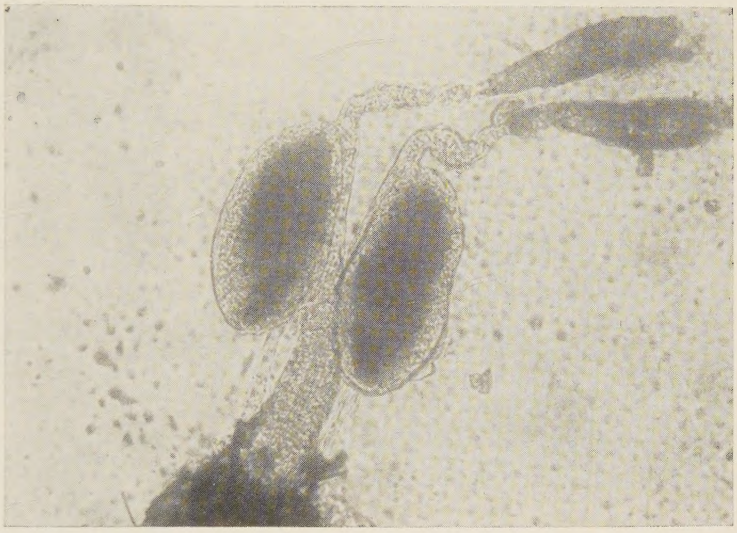
— Souche Pala A ($p = 0{,}05$, $n = 78$).
Conclusion (5) : espèce B.

— Souche Kano B ($p = 0{,}24$, $n = 88$).
Conclusion (5) : ?

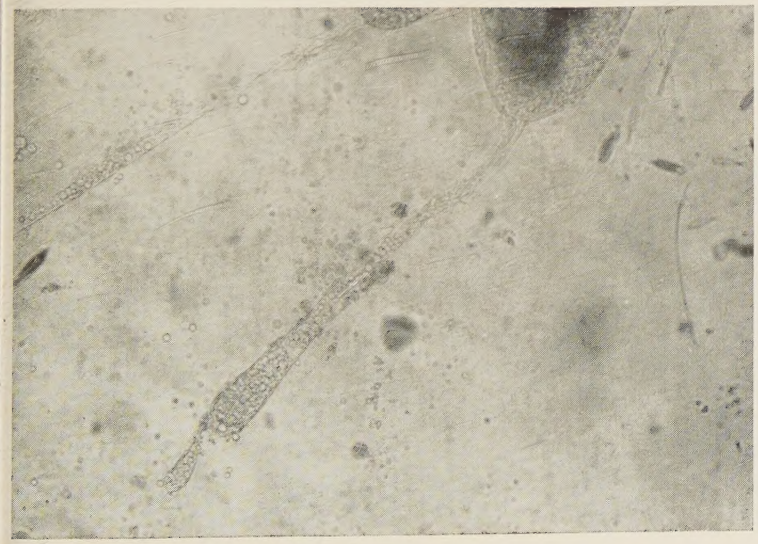
— Souche Bambey A ($p = 0{,}24$, $n = 92$).
Conclusion (5) : ?



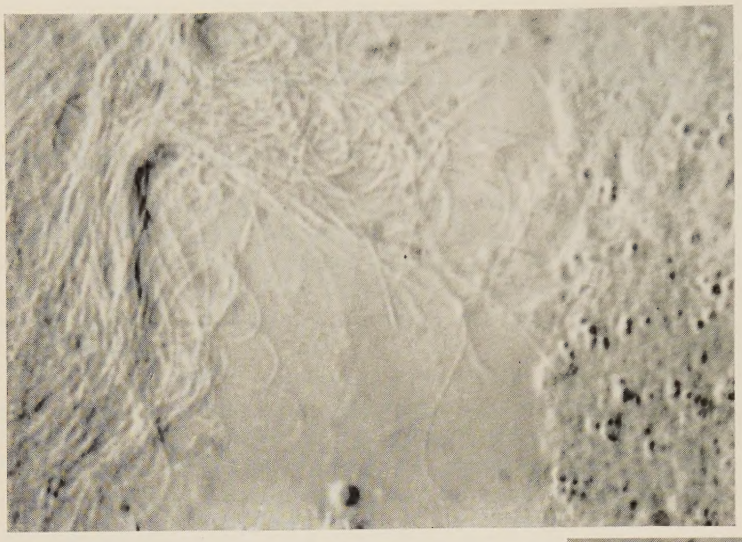
1. — Testicule et glandes annexes de mâle fertile



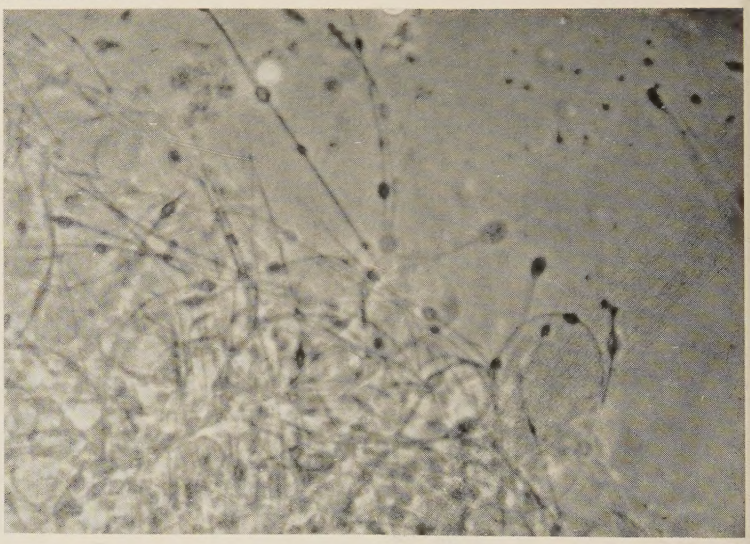
2. — Testicules sub-normaux, noter la taille réduite des testicules et la zone claire périphérique des glandes annexes



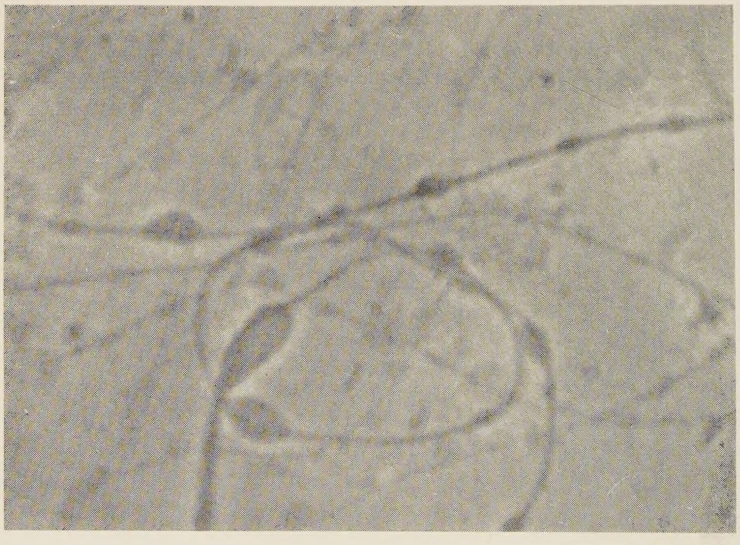
3. — Testicules et glandes annexes de mâle stérile



4. — Spermatozoïdes normaux (contraste de phase)

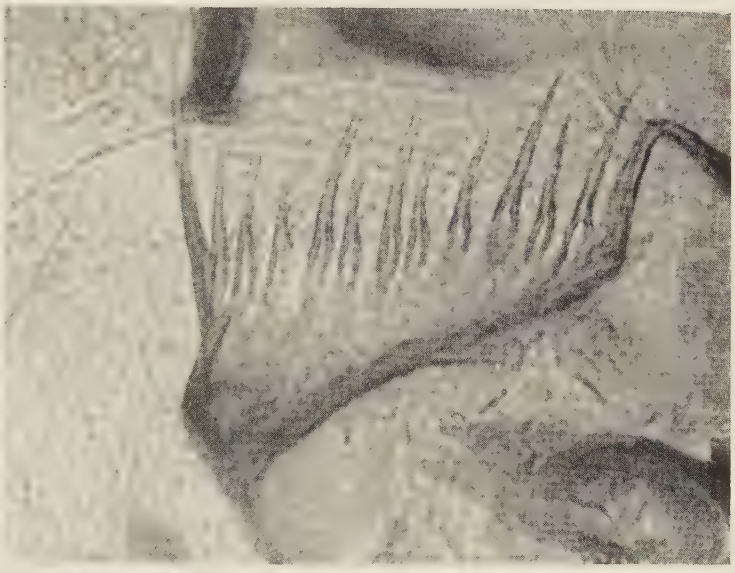


5. — Spermatozoïdes anormaux, noter les épaississements le long des flagelles

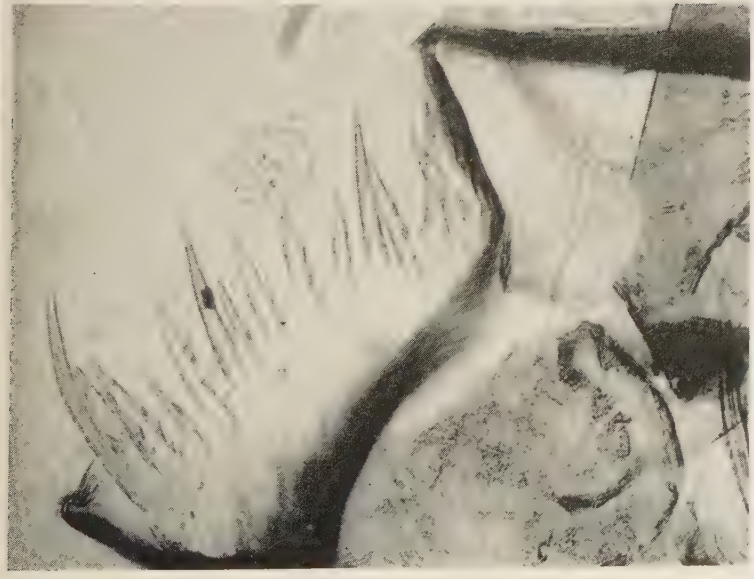


6. — Spermatozoïdes anormaux

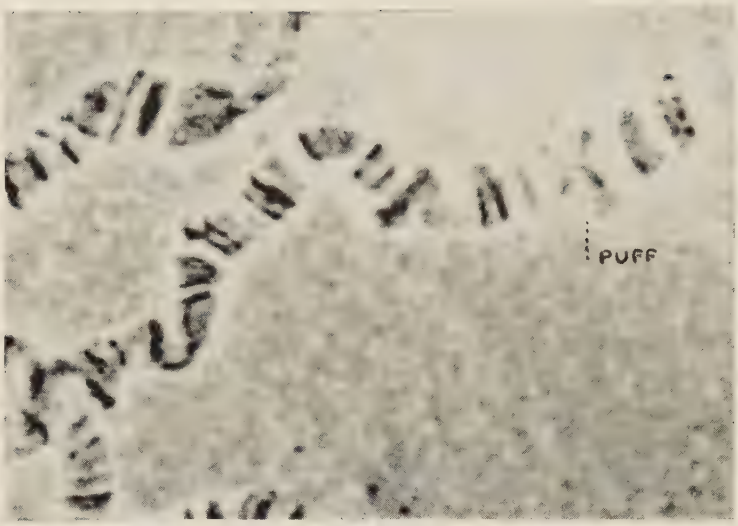
7. — Filet de fécondation (« mating plug ») extrait de l'oviducte pair d'une femelle. Un cheveu donne l'échelle



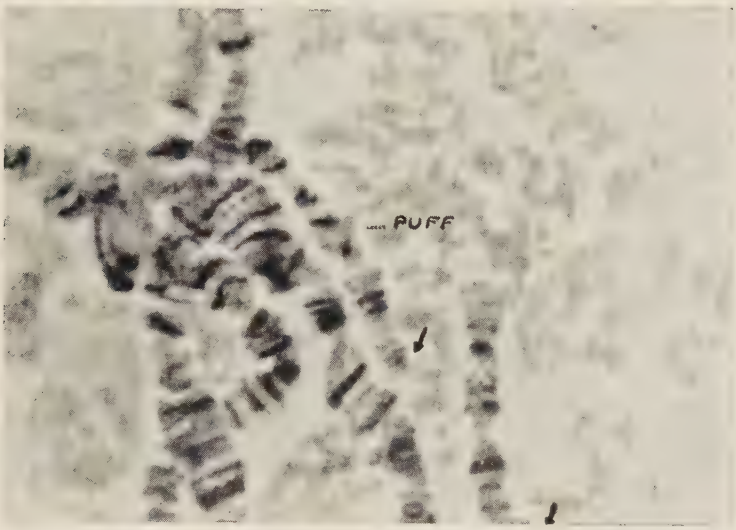
8. — Peigne du 8e segment abdominal de la larve d'*Anopheles melas*



9. — Peigne du 8e segment abdominal de la larve d'*Anopheles gambiae* s.s.



10. — Bras droit du chromosome sexuel d'une larve (femelle) de l'espèce B



11. — A droite, hétérochromosome d'une larve (mâle) de l'espèce A ; il est cassé au niveau des flèches

12. — Chromosomes d'une larve de *A. gambiae* B

— F 1 femelle sauvage de Soumousso A ($p = 0,40$, $n = 43$, à signaler 3 soies à 3 branches).
Conclusion (5) : espèce A.

— F 1 femelle sauvage de Pala A ($p = 0,03$, $n = 74$).
Conclusion (5) : espèce B.

Chauvet *et al.* (1969) conseillent d'abandonner l'utilisation de la soie suturale interne, mais préconisent l'emploi de la soie mésothoracique n° 1 en tenant compte évidemment des limites de tolérance. Les résultats que nous avons obtenus (5 faux sur 7), et ceci aussi bien avec des souches de laboratoire qu'avec des femelles sauvages, ne nous permettent pas de retenir comme caractère d'espèce les nombres moyens de branches des soies mésothoraciques n° 1.

Il apparaît, si l'on considère les résultats obtenus par Chauvet *et al.* 1969 (32 déterminations confirmées par croisement avec des souches de référence), que la méthode semble applicable à Madagascar. Il n'en demeure pas moins que ce ne sont pas des caractères spécifiques et que leur utilisation présente un certain danger et demande un contrôle constant.

Il peut paraître curieux d'observer des différences morphologiques entre deux espèces, dans un secteur géographique déterminé, et de ne pas les retrouver dans une autre partie de leur aire de répartition. Tout se passe comme si les espèces A et B étaient plus séparées à Madagascar qu'en Afrique de l'Ouest. On pourrait expliquer ces différences par des phénomènes de dérive génétique. *A. gambiae*, originaire d'Afrique, n'aurait occupé Madagascar que récemment, peut-être apporté par l'homme. Les espèces B et A seraient venues successivement et se seraient établies, à partir d'éléments peu nombreux, dans différentes zones écologiques. L'espèce B se retrouve seule sur les hauts plateaux, dont la température est relativement fraîche durant les mois d'hiver et l'humidité relative peu élevée ; elle est également nettement dominante dans le Sud-Ouest et le Sud, zones chaudes mais à basse humidité relative. L'espèce A, par contre, est dominante dans la forêt humide de la côte ouest (Chauvet, 1969). Les zones de sympatrie existent, mais, en comparaison de l'Afrique, sont limitées. Il n'y aurait donc que peu ou pas d'échange génétique entre les deux espèces. La dérive génétique provoquant l'isolement de certains caractères, et le manque d'échanges entre les espèces A et B constituent, à notre avis, une explication satisfaisante des différences observées à Madagascar.

Méthodes chromosomiques.

Elles portent sur l'examen après coloration des chromosomes polytènes des glandes salivaires des larves et des cellules nourricières des follicules ovariens.

Les chromosomes polytènes des glandes salivaires des larves, stade IV, sont colorés par l'orcéine acétolactique (2 % d'orcéine dans un mélange à parties égales d'acide acétique cristallisable et d'acide lactique après fixation dans une solution aqueuse d'acide acétique à 45 %). Cette technique, inspirée de La Cour (1941), est celle utilisée par Coluzzi et Sabatini (1967). Les larves ont été élevées, à partir du stade II, à température moyenne (20-25°C), en utilisant en saison chaude un climatiseur. Immédiatement après le passage du stade III au stade IV, les larves sont disséquées. La coloration effectuée, les chromosomes étaient examinés au microscope à contraste de phase.

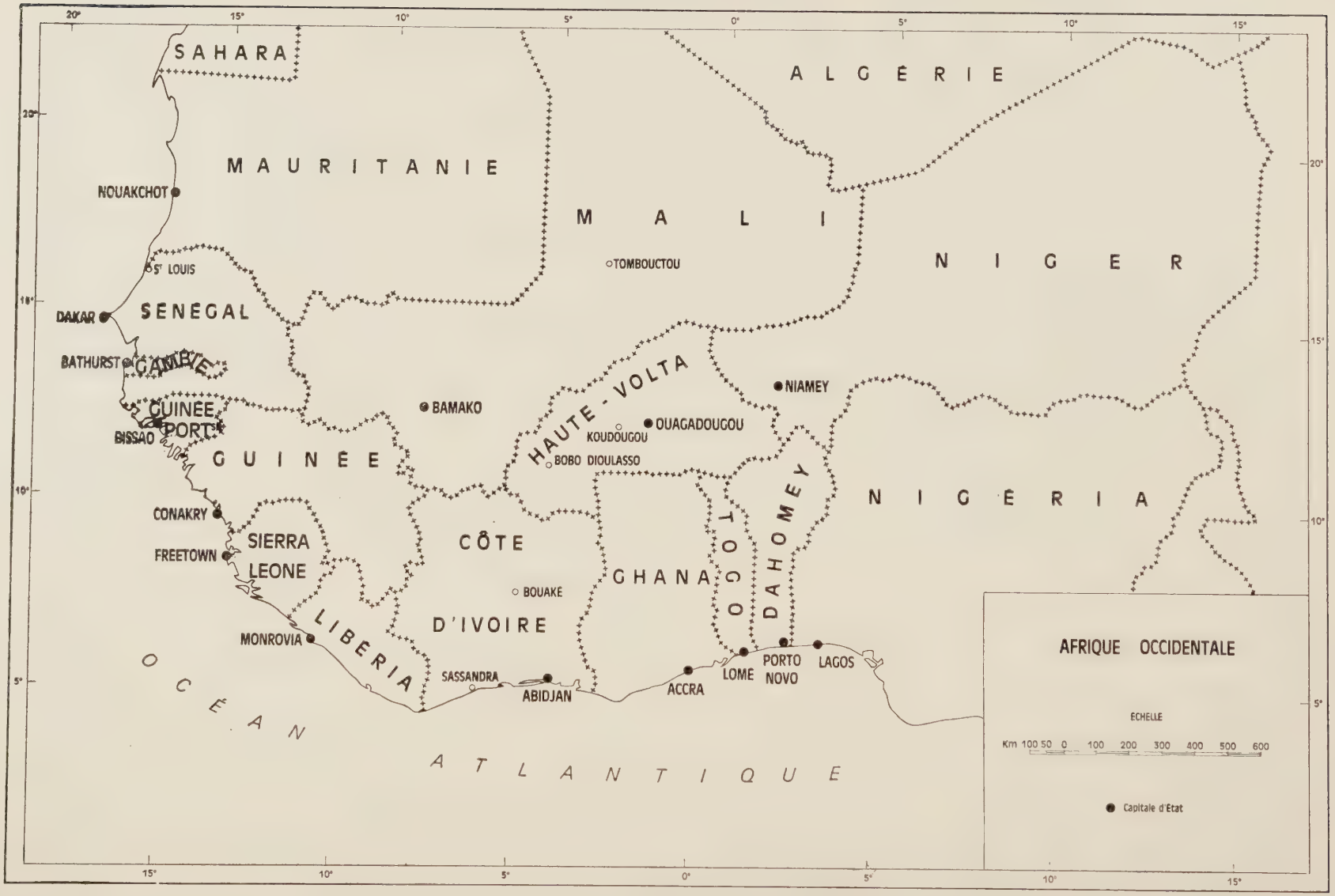
A. gambiae se caractérise par trois paires de chromosomes, deux autosomes médiocentriques et un hétérochromosome (chromosome X) subtélocentrique. Les espèces A et B se différencient essentiellement par l'extrémité du bras long du chromosome X (clichés n^{os} 10, 11, 12, encore appelé bras droit) (Coluzzi et Sabatini, *loc. cit.*). Alors que l'extrémité du chromosome sexuel est achromatique dans l'espèce A, elle est constituée de nombreuses ponctuations colorées dans l'espèce B ; de plus, on observe un anneau de Balbiani, en position subterminale dans l'espèce B, avec un « puff ». Dans l'espèce A, on observe un puff, mais dans le tiers proximal (Coluzzi et Sabatini, *loc. cit.*).

Les ovaires des femelles gorgées, au stade III de Christophers, sont fixés et colorés de la même façon que les larves. L'absence de puff distal dans l'espèce B, proximal dans l'espèce A, rend la diagnose difficile. La détermination (Coluzzi, 1968) ne se fait que sur la coloration de l'extrémité de l'hétérosome. Il nous a paru plus difficile de dérouler correctement les chromosomes des cellules nourricières que ceux des glandes salivaires.

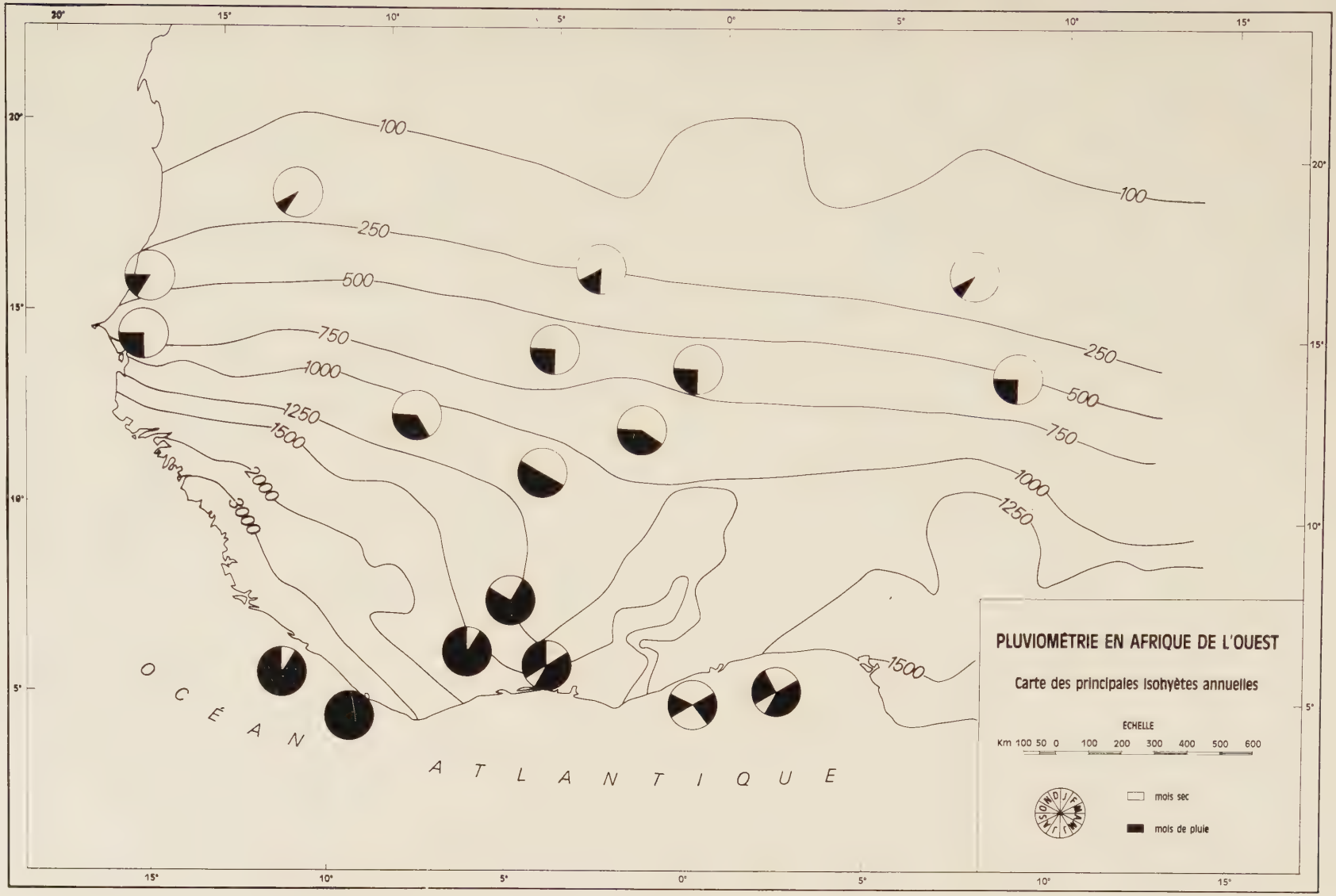
3. GEOGRAPHIE DES REGIONS ETUDIEES.

Nos études ont porté sur les pays francophones de l'Afrique de l'Ouest, essentiellement sur la Côte d'Ivoire (carte n° 1), la Haute-Volta, le Mali ; des renseignements ont été obtenus au Sénégal, Mauritanie, Niger, Dahomey et Togo. Cette partie de l'Afrique est comprise entre les 5° et 20° degrés de latitude nord, les 20° degré de longitude ouest et 5° degré de longitude est. La région étudiée est composée de différentes zones climatiques auxquelles correspondent des couvertures végétales caractéristiques (Aubreville *et al.*, 1959), sensiblement parallèles.

Au sud et au sud-ouest, régions de haute pluviométrie (carte n° 2, dressée d'après les données de l'Atlas international de l'Ouest africain, 1968), nous trouvons une zone de forêt tropicale. La forêt est interrompue au niveau du Ghana, Togo, Dahomey, où l'on observe une poussée vers le sud de la savane. Après une mosaïque forêt-savane, nous trouvons, plus au nord, deux grandes zones de savane, la savane guinéenne


SAHARA
ALGÉRIE
MAURITANIE
NOUAKCHOT
MALI
TOMBOUCTOU
NIGER
ST LOUIS
DAKAR
SENEGAL
BATHURST
GAMBIE
GUINEE PORT.
BISSAO
BAMAKO
HAUTE-VOLTA
NIAMEY
OUAGADOUGOU
KOUDOUGOU
BOBO DIOULASSO
GUINEE
CONAKRY
SIERRA LEONE
FREETOWN
CÔTE D'IVOIRE
BOUAKE
GHANA
TOGO
DAHOMEY
NIGERIA
MONROVIA
LIBERIA
SASSANDRA
ABIDJAN
ACCRA
LOME
PORTO NOVO
LAGOS
OCEAN ATLANTIQUE
AFRIQUE OCCIDENTALE
ECHELLE
Km 100 50 0 100 200 300 400 500 600
Capitale d'Etat

CARTE N° 1


20°
15°
10°
5°
0°
5°
10°
15°
100
250
500
750
1000
1250
1500
2000
3000
OCÉAN ATLANTIQUE
PLUVIOMÉTRIE EN AFRIQUE DE L'OUEST
Carte des principales isohyètes annuelles
ECHELLE
Km 100 50 0 100 200 300 400 500 600
J F M A M J J A S O N D
mois sec
mois de pluie

CARTE N° 2

DESERT
SAHEL
SAVANE SOUDANIENNE
SAVANE GUINEENNE
MOSAIQUE FORET SAVANE
FORET
FORET
OCEAN ATLANTIQUE
20°
15°
10°
5°
0°
RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE
DES ESPÈCES DU COMPLEXE A. Gambiæ
ECHELLE
Km 100 50 0 100 200 300 400 500 600
A. gambiæ A.
A. gambiæ B.
A. melas
Mangrove

Carte n° 3

ou savane humide, la savane soudanienne, plus sèche. Le sahel vient border au nord la savane soudanienne, étant lui-même limité dans sa partie septentrionale par le désert.

La pluviométrie se caractérise par la somme des précipitations atmosphériques, mais également par leur répartition temporelle ; ces deux facteurs (carte n° 2) sont également importants. En effet, si la pluie permet l'établissement de gîtes larvaires, l'étalement des précipitations maintient une humidité relative élevée ; on observe, dans certaines régions de l'Afrique de l'Ouest, au Dahomey notamment, deux saisons des pluies alternant avec deux saisons sèches ; si les saisons sèches ne sont pas trop longues, il se maintient une humidité relative élevée qui nous paraît être un facteur favorisant pour certaines espèces du complexe *A. gambiae*.

Quelques grands fleuves, comme le Niger, jouent vraisemblablement un rôle important, maintenant dans des zones limitées de sahel une humidité relative élevée et servant peut-être de voie de pénétration pour des espèces qui normalement se trouveraient dans des zones plus littorales, ce qui, dans le contexte étudié, correspond à des zones plus humides.

La température, sensiblement constante en basse Côte d'Ivoire, est soumise à des variations au fur et à mesure que l'on va vers le nord, ces variations portent sur les saisons et également sur le rythme journalier ; en Haute-Volta, nous avons obtenu, auprès du service météorologique, des renseignements sur des localités représentant assez bien les différentes zones du pays. Il apparaît que dans le Nord-Est, zone de sahel, Dori, Ouahigouya, les variations de température sont plus importantes qu'à Ouagadougou ; dans cette localité, elles sont supérieures à celles observées à Bobo-Dioulasso, plus à l'ouest.

3.1. *Répartition géographique.*

Les trois espèces du complexe *A. gambiae* A, B et *melas*, répertoriées au tableau 2, suivent sensiblement les différentes zones géographiques présentes en Afrique de l'Ouest.

A. melas. Sa présence semble conditionnée par la proximité de la mer, ses gîtes étant constitués d'eau salée ou du moins saumâtre ; on le trouve, en règle générale, dans les lagunes littorales et mangroves, dont les eaux subissent des échanges constants avec la mer, du fait des marées. L'absence de sel ne constitue pas toutefois un facteur inhibant le développement larvaire d'*A. melas*. Il s'élève, en laboratoire, très facilement en eau douce. Par contre, une concentration trop élevée en chlorure de sodium est létale pour les *A. gambiae* A et B, espèces dulçaquicoles ou d'eau douce. Ceci a permis à Ribbands (1944 *a, b, c*) de mettre au point une méthode de détermination des larves d'*A. melas*.

Le point le plus à l'intérieur des terres où nous ayons trouvé du *A. melas* se situe à Richard Toll, le long du fleuve Sénégal. Il faut noter que cette zone, en voie d'exploitation rizicole, est constituée de sols salés et se présente comme une plaine recouverte d'une pellicule blanche de chlorure de sodium. On peut donc admettre qu'*A. melas*, à part quelques exceptions, est limité à la zone littorale.

Espèces A et B. Tout en étant sympatriques sur de grandes étendues, pratiquement les zones de savane soudanienne et de sahel, les espèces A et B nous paraissent avoir des exigences particulières ; ainsi, la Côte d'Ivoire, comprise entre les 4° et 10° degrés de latitude nord, ne renferme, à notre connaissance, que de l'espèce A, tenant compte évidemment de la bordure littorale, où l'on trouve du *A. melas*. Ce qui caractérise ce pays, par opposition avec la Haute-Volta, où l'on trouve les espèces A et B, est sa végétation liée à sa pluviométrie, son humidité relative élevée et sa température sans grandes variations (Doucet *et al.*, 1969 ; Hamon *et al.*, 1962 ; Coz *et al.*, 1966).

L'examen de la carte de répartition et de la carte de pluviométrie nous amène à constater que les zones humides constituent uniquement des zones à *A. gambiae* A. On pourrait s'attendre, dans le V Baoulé, région qui correspond à l'inflexion de l'isohyète 1.250 mm vers la basse Côte d'Ivoire, à trouver de l'espèce B, de même au Togo-Dahomey. En fait, nous ne l'avons pas constaté. Ceci, à notre avis, est dû à l'étalement du nombre de mois de pluie. Nous appelons mois de pluie les mois où les précipitations atmosphériques sont en moyenne supérieures à cinquante millimètres. En Côte d'Ivoire, nous observons six mois de pluie ; au Dahomey, nous notons deux séries de mois pluvieux séparés par quelques mois secs.

La savanisation, dans ces régions, est le fait de l'homme ; la coupe des bois d'exploitation sans repeuplement forestier et les feux de brousse entraînent de plus en plus la descente de la savane vers la mer, et il nous paraît possible que, dans les années à venir, on observe un déplacement vers le sud de l'espèce B.

Plus au nord, la Haute-Volta constitue une zone de sympatrie (Mayr, 1942, 1963) des espèces A et B. La région sud-ouest de ce pays, dont Bobo-Dioulasso est le centre, est une zone à forte dominance en espèce A ; en exemple, citons les études effectuées à Pala, Tingrela, Soumousso ; l'espèce B devient de plus en plus abondante au fur et à mesure que l'on se dirige vers l'est et le nord, Koumbia, Koudougou, Dori. Ces facteurs climatiques, qui nous paraissent prépondérants, ne sont peut-être pas les seuls à intervenir ; on constate, en effet, que l'on se dirige vers des pays d'élevage, et il se pourrait (Coz et Hamon, 1964 ; Chauvet, 1969 ; White,

(5) Conclusion par la méthode de Chauvet et Déjardin (1968).

TABLEAU 2. — Répartition géographique des espèces du complexe *A. gambiae*

Haute-Volta

Localités	Latitude	Longitude	Mois	Année	Méthode	Détermination		Autorité
						A	B	
Pala	11°09'N	4°14'O	2	1958	Croisement		B	Davidson
			1	1963	»	A		»
			5	1964	»	A		»
			6	1964	»	A		»
			5	1965	»	A		Coz
			6	1965	»	A		»
			7	1965	»	A		»
			8	1965	»	A		»
			10	1965	»	A	B	»
			11	1965	»	A		»
			1	1966	»	A		»
			6	1966	»	A		»
			7	1966	»	A		»
			8	1966	»	A		»
			9	1966	»	A		»
			10	1966	»	A		»
			6	1967	»	A		»
			8	1967	»	A		»
			9	1967	»	A		»
			10	1967	»	A		»
			11	1967	»	A		»
			12	1967	»	A		»
			6	1968	C.L.*	7 A		»
			9	1968	»	6 A		»
			6	1969	»	2 A		»
			6	1969	C.F.*	4 A		»
			7	1969	C.F.	5 A		»
			7	1969	Croisement	A		»
Bama	11°23'N	4°25'O	8	1962	»	A		Davidson
Banfora	10°37'N	4°45'O	8	1962	»	A		»
Dande	11°35'N	4°33'O	8	1962	»	A	B	»
Sara	11°23'N	3°52'O	8	1962	»	A	B	»
Sidi	11°05'N	4°56'O	8	1962	»	A		»
Niangoloko ..	10°17'N	4°55'O	4	1964	»	A	B	»
Boromo	11°45'N	2°52'O	5	1964	»	A		»
Diebougou ...	10°58'N	3°15'O	5	1964	»	A	B	»
Fo	11°53'N	4°31'O	5	1964	»	A		»
Koumbia	11°14'N	3°42'O	5	1964	»	A		»
			8	1964	»	A		»
			9	1964	»	3 A		»
			1	1965	»	A	B	»
			2	1967	»		B	Coz
			7	1969	C.L.	14 A	5 B	»
			7	1969	C.F.	51 A	6 B	»
			8	1969	C.L.	3 A		»
			8	1969	C.F.	43 A	9 B	»
			9	1969	C.L.	1 A		»
Gaoua	10°20'N	3°11'O	6	1964	Croisement	A		Davidson
Karenkui	11°14'N	3°52'O	8	1964	»	A		»
Sossogona	11°16'N	4°28'O	8	1962	Croisement	A		»
			6	1966	»	A		Coz
			5	1967	»		B	»
			6	1967	»	A		»
			8	1967	»	A		»
			9	1967	»	A		»
Diesso	10°46'N	3°52'O	8	1962	»	A		Davidson
Machon	11°03'N	5°22'O	5	1964	»	A		»

* C.L. : chromosomes larvaires. C.F. : chromosomes folliculaires.

Localités	Latitude	Longitude	Mois	Année	Méthode	Détermination		Autorité
						A	B	
Pabré	12°30'N	4°28'O	6	1964	»	A		»
Djibo	14°07'N	1°37'O	6	1965	»	A		»
			8	1965	»	A	B	Coz
Ouahigouya ..	13°30'N	22°25'O	8	1965	»	A	B	»
Tougo Mayel .	14°05'N	1°29'O	7	1965	»	A	B	Davidson
Banankelédaga .	11°19'N	4°19'O	10	1965	»	A		Coz
Koro	11°08'N	4°12'O	10	1965	»	A		»
Bobo-Dioulasso	11°10'N	4°19'O	10	1965	»	A		»
			9	1967	»	A		»
			4	1968	C.L.	1 A		»
			4	1968	Croisement	A		»
Badala	11°23'N	4°23'O	6	1966	»	A	B	»
			9	1967	»	A		»
Di	13°10'N	3°25'O	11	1966	»	A		»
			11	1969	C.L.	5 A	1 B	»
Tingrela	10°40'N	4°50'O	3	1967	Croisement	A		»
			6	1967	»	A	B	»
			8	1967	»	A		»
			9	1967	»	A		»
			10	1967	»	A		»
			1	1968	»	A		»
			5	1968	C.L.	4 A		»
			6	1968	Croisement	A		»
			6	1968	C.L.	2 A		»
Solenso	12°10'N	4°09'O	1	1967	Croisement	A		»
Koumbo	11°20'N	1°40'O	10	1967	»	A		»
Leo	11°06'N	2°06'O	10	1967	»	A		»
Toesse	11°50'N	1°16'O	10	1967	»	A		»
Soumousso ...	11°04'N	4°03'O	11	1967	»	A		»
			1	1968	»	A		»
			5	1968	C.L.	1 A		»
			6	1968	Croisement	A		»
			6	1968	C.L.	1 A		»
			7	1968	»	2 A		»
			1	1970	C.F.	2 A		»
			2	1970	»	5 A		»
			2	1970	C.L.	2 A	3 B	»
			3	1970	C.F.	30 A	6 B	»
			3	1970	C.L.	15 A	1 B	»
			4	1970	C.F.	12 A	1 B	»
			4	1970	C.L.	3 A		»
Dori	14°02'N	0°01'O	12	1963	Croisement		B	Davidson
			6	1968	C.L.		3 B	Coz
			9	1968	Croisement	A	B	»
			11	1968	C.L.	1 A	3 B	»
			11	1968	Croisement	A	B	»
			1	1970	C.L.	4 A	8 B	»
			10	1970	Croisement	A	B	»
Ouagadougou .	12°02'N	1°32'O	5	1969	C.L.	6 A		»
Koudougou ..	12°15'N	2°22'O	5	1969	C.L.	3 A	3 B	»
			6	1969	»	5 A	5 B	»
			7	1969	»	2 A	1 B	»
			7	1969	C.F.	8 A	6 B	»
			9	1969	»	2 A	1 B	»
			9	1969	C.L.		2 B	»
			11	1969	»	4 A		»
			8	1970	C.F.	7 A	7 B	»

Localités	Latitude	Longitude	Mois	Année	Méthode	Détermination		Autorité
						A	B	
			9	1970	C.L.	1 A	2 B	»
			9	1970	C.F.	28 A	10 B	»
			10	1970	C.L.	3 A	1 B	»
			10	1970	C.F.	94 A	27 B	»
			11	1970	C.L.	6 A	9 B	»
			11	1970	C.F.	31 A	6 B	»
			1	1971	»		4 B	»
			2	1971	C.L.		11 B	»
			2	1971	C.F.	3 A	9 B	»
			3	1971	C.L.	4 A	2 B	»
			3	1971	C.F.	1 A	2 B	»
			4	1971	»	1 A	6 B	»
Naguié	12°13'N	2°27'O	9	1969	C.L.	1 A	1 B	»
Réo	12°19'N	2°29'O	9	1969	»	17 A	1 B	»
Poura	13°09'N	3°21'O	11	1969	»	2 A		»
Tonogosso ...	11°09'N	4°10'O	11	1969	»	3 A		»
Fada N'gourma	12°03'N	0°22'E	2	1970	»	3 A	5 B	»
Diapaga	12°04'N	1°47'E	2	1970	»	4 A	1 B	»
Matiakouli ...	12°22'N	1°02'E	2	1970	»	1 A	1 B	»
Kaya	13°05'N	1°05'O	6	1971	»	1 A		»
Tenkodogo ...	11°47'N	0°23'N	7	1971	C.F.	3 A		»

TABLEAU 2 (*suite*). — Répartition géographique des espèces du complexe *A. gambiae* Côte d'Ivoire

Localités	Latitude	Longitude	Mois	Année	Méthodes	Détermination	Autorité
Sassandra	4°56'N	6°06'O	4	1962	Croisement	A	Davidson
»	»	»	?	?	»	melas	»
»	»	»	5	1969	C.L.	A	Coz
Abidjan	5°20'N	4°07'O	7	1964	Croisement	5 A	Davidson
»	»	»	?	?	Morphologie	melas	Coz et Hamon
Abengourou	6°44'N	3°14'O	7	1964	Croisement	2 A (?)	Davidson
»	»	»	9	1965	»	1 A	»
»	»	»	3	1968	»	A	Coz
Bouaké	7°47'N	5°05'O	7	1964	»	A	Davidson
Korhogo	9°27'N	5°38'O	7	1964	»	A	»
»	»	»	5	1967	»	A	Coz
Batelebre	4°56'N	6°06'O	8	1965	Croisement	melas	Davidson
»	»	»	8	1965	Morphologie	melas	Coz
Laniega	4°50'N	6°10'O	8	1965	Croisement	melas	Davidson
»	»	»	8	1965	Morphologie	melas	Coz
Bassawa	8°03'N	4°06'O	7	1967	Croisement	A	»
Bouna	9°16'N	3°O	7	1967	»	A	»
Doropo	9°48'N	3°20'O	7	1967	»	A	»
Ferkessedougou .	9°36'N	5°11'O	7	1967	»	A	»
Galso	9°27'N	2°42'O	7	1967	»	A	»
Gombo	8°31'N	4°09'O	7	1967	»	A	»
Guiemdama	9°13'N	4°52'O	7	1967	»	A	»
Kadiasso	9°42'N	6°58'O	5	1967	»	A	»
Koro	8°33'N	7°28'O	5	1967	»	A	»
Koutouba	8°41'N	3°12'O	7	1967	»	A	»

Localités	Latitude	Longitude	Mois	Année	Méthode	Détermination	Autorité
Massadougou ...	9°27'N	5°38'O	5	1967	»	A	»
Sisseplé	9°14'N	6°27'O	5	1967	»	A	»
Sorobango	8°11'N	2°42'O	7	1967	»	A	»
Tagadi	8°38'N	2°37'O	7	1967	»	A	»
Timbe	8°10'N	4°57'O	7	1967	»	A	»
Toro Kinkene ..	8°52'N	4°25'O	7	1967	»	A	»
Toupe	8°37'N	3°56'O	7	1967	»	A	»
Aloukoukro	6°53'N	4°30'O	3	1968	»	A	»
Amassie	6°35'N	3°40'O	3	1968	»	A	»
Dimbokro	6°39'N	4°42'O	3	1968	»	A	»
Sale Balekro ...	7°07'N	4°26'O	3	1968	»	A	»
Serebissou	6°21'N	4°39'O	3	1968	»	A	»
Zakoua	6°24'N	6°48'O	4	1968	C.L.	3 A	»
Blieron	4°22'N	7°31'O	6	1968	Morphologie	melas	»
»	»	»	6	1968	C.L.	2 A	»
»	6°29'N	7°13'O	6	1968	C.L.	4 A	»
Gbapleu	7°30'N	8°19'O	6	1968	»	A	»
Lampleu	4°27'N	7°32'O	6	1968	»	A	»
Prollo	6°35'N	8°20'O	6	1968	»	A	»
Wa	7°27'N	8°10'O	6	1968	»	A	»
S.P.T.R.	5°23'N	6°13'O	5	1969	»	A	»
San Pedro	4°44'N	6°37'O	5	1969	Morphologie	melas	»
Daloa	6°53'N	6°27'O	11	1969	C.L.	1 A	»

TABLEAU 2 (*suite*). — Répartition géographique des espèces du complexe *A. gambiae* Sénégal

Localités	Latitude	Longitude	Mois	Année	Méthode	Détermination		Autorité
						A	B	
Bandia	14°35'N	17° O	1	1966	Croisement	A		Coz
Thiès	14°48'N	16°57'O	1	1966	»		B	»
Bambey	14°42'N	16°28'O	7	1967	»		B	»
Gouye Toure .	15°57'N	16°24'O	7	1967	»		B	Coz et Davidson
Guelack	15°58'N	16°23'O	7	1967	»		B	»
Lompoul	15°26'N	16°43'O	7	1967	»		B	Davidson
N'Diabakhar ..	15°59'N	16°23'O	7	1967	»		B	Coz
Richard Toll ..	16°29'N	15°43'O	7	1967	»		B	Coz et Davidson
»	»	»	7	1967	»		melas	Coz
Bignona	12°49'N	16°14'O	?	?	Morphologie		melas	Coz et Hamon
Casamance ...	12°35'N	16°42'O	?	?	»		melas	Holstein (in Coz et Hamon)
Dakar	14°40'N	17°26'O	?	?	»		melas	Holstein
M'Bour	14°26'N	16°57'O	?	?	»		melas	»
Popenguine ...	14°33'N	17°07'O	?	?	»		melas	Coz et Hamon
Saint-Louis ...	16°01'N	16°30'O	?	?	»		melas	»
Ziguinchor ...	12°35'N	16°16'O	?	?	»		melas	»

TABLEAU 2 (*suite*). — Répartition géographique des espèces du complexe *A. gambiae* Mauritanie

Localités	Latitude	Longitude	Mois	Année	Méthode	Détermination	Autorité
Monguel	16°26′N	13°08′O	10	1965	Croisement	2 A	Davidson
Pempediel	16°10′N	13°33′O	10	1965	»	2 A	»
Lexeiba	16°15′N	13°06′O	11	1965	»	1 A	»
Aleg	17°05′N	13°25′O	10	1967	»	A	Coz
Boutilimit	17°35′N	14°50′O	10	1967	»	A	»

TABLEAU 2 (*suite*). — Répartition géographique des espèces du complexe *A. gambiae*

Localités	Latitude	Longitude	Mois	Année	Méthode	Détermination	Autorité
Dahomey							
Setto	7°30′N	2°02′E	4	1968	C.L.	A	Coz
			4	1968	Croisement	A	»
Lalo	6°51′N	1°54′E	4	1968	C.L.	A	»
			4	1968	Croisement	A	»
Paouignan	7°40′N	2°10′E	4	1968	C.L.	A	»
			4	1968	Croisement	A	»
Ahlan	7°16′N	2°24′E	4	1968	C.L.	A	»
			4	1968	Croisement	A	»
Agouna	7°34′N	1°42′E	4	1968	C.L.	A	»
			4	1968	Croisement	A	»
Sehoué	6°53′N	2°18′E	4	1968	»	A	»
Sekou	6°37′N	2°14′E	4	1968	»	A	»
Tchetti	7°50′N	1°40′E	4	1968	C.L.	A	»
			4	1968	Croisement	A	»
Koutouasse	8°36′N	1°41′E	4	1968	C.L.	A	»
Agoua	8°17′N	1°58′E	4	1968	»	A	»
Allampa	8°13′N	2°12′E	4	1968	»	A	»
Gogoro	8°17′N	2°39′E	4	1968	»	A	»
Djabatta	7°55′N	2°38′E	4	1968	»	A	»
Cotonou	6°18′N	2°30′E	7	1968	»	A	»
Porto-Novo	6°29′N	3°37′E	?	?	Morphologie	melas	Coz et Hamon (1964)
Togo							
Kwenou	6°12′N	1°32′E	2	1965	Croisement	7 melas	Davidson
			2	1965	»	2 A	»
Djakpata-Kondji	6°30′N	1°38′E	5	1965	»	3 A	»
Kra	7°11′N	1°08′E	4	1968	C.L.	A	Coz
Kpele	6°52′N	1°11′E	4	1968	»	A	»
Mouna	7°38′N	0°56′E	4	1968	»	A	»
Zizinkope	6°14′N	1°31′E	?	?	»	A	Coluzzi (in Davidson 1967)
Niger							
Niamey	13°32′N	2°07′E	11	1965	Croisement	A B	Coz
			12	1968	»	A B	»
Ayorou	14°44′N	0°56′E	2	1967	»	A	»

TABLEAU 2 (suite). — Répartition des espèces du complexe *A. gambiae*

Localités	Latitude	Longitude	Mois	Année	Méthode	Détermination	Autorité
			Libéria				
Monrovia	6° à 6°30'N	10°30 à 11° O	9	1967	Croisement	A	Coz
Konia	7°55'N	9°30'O	9	1967	»	A	Davidson
Kpain	7°09'N	9°05'O	?	?	Morphologie	melas	Burgess et Davidson (in Davidson 1967)
Harbel	6°02'N	10°03'O	?	?	»	melas	Gelfand (in Davidson 1967)
Bushrod	6°20'N	10°46'O	?	?	»	melas	Young et Johnson (in Davidson 1967)
			Mali				
Niono 1	14°06'N	5°24'O	2	1965	Croisement	A	Davidson (1967)
N'Doukala	14°47'N	6° O	1	1967	»	A	Coz
Kogoni	14°44'N	6°01'O	2	1967	»	A B	»
Sokalo	14°44'N	6°07'O	2	1967	»	A B	»
Bandiagara	14°22'N	3°36'O	8	1967	»	A	»
Lougourou	14°24'N	3°26'O	8	1967	»	A	»
Mopti	14°30'N	4°12'O	8	1967	»	A	»
			11	1969	C.L.	27 A *	»
Perou	14°11'N	3°45'O	8	1967	Croisement	A	»
Sanga	14°28'N	3°18'O	8	1967	»	A	»
Sealy	14°20'N	3°36'O	8	1967	»	A	»
Bafoulabe	14°49'N	10°30'O	11	1967	»	A B	»
Kayes	14°27'N	11°27'O	11	1967	»	A B	»
Bamako	12°39'N	7°58'O	4	1968	C.L.	1 B	»
Kamabougou	14°08'N	6°02'O	8	1968	Croisement	A	»
Sagala	14°15'N	6°59'O	8	1968	»	B	»
Bougounso	12°04'N	5°10'O	6	1969	C.L.	3 A	»
Fourou	10°45'N	6°10'O	6	1969	»	1 A	»
Karangasso	12°16'N	5°02'O	6	1969	»	1 A 2 B	»
Kemeni	13° N	5°31'O	6	1969	»	1 A	»
Konzanso	10°55'N	5°57'O	6	1969	»	1 A	»
Loulouni	10°41'N	5°31'O	6	1969	»	1 A	»
Sikasso	11°20'N	5°40'O	6	1969	»	1 A	»
Sourkoudiga	10°56'N	5°45'O	6	1969	»	1 A	»
Bougouni	11°25'N	7°29'O	7	1969	»	5 A	»
Diarabougou	12°31'N	6°49'O	7	1969	»	4 A	»
Domi	12°26'N	6°47'O	7	1969	»	4 A	»
Foulaboula	11°22'N	7°33'O	7	1969	»	1 A	»
Kola	12°20'N	6°41'O	7	1969	»	7 A	»
Oure	11°22'N	7°22'O	7	1969	»	9 A	»
Sokolo	11°22'N	7°35'O	7	1969	»	2 A	»
Tiendo	12°34'N	6°49'O	7	1969	»	1 A	»
Kirango	13°42'N	6°05'O	9	1969	»	1 A	»
Markala	13°41'N	6°05'O	9	1969	»	1 A 2 B	»
M'Pebougou	13°38'N	6°04'O	9	1969	»	1 A	»
Segou	13°21'N	6°23'O	9	1969	»	1 A 3 B	»
Sekoro	13°24'N	6°21'O	9	1969	»	10 A 4 B	»
Sibougou	13°16'N	4°56'O	12	1969	»	2 A	»
Sienso	13°14'N	4°53'O	12	1969	»	1 A	»
			12	1969	C.F.	7 A	»
Sokourani	13°13'N	4°51'O	12	1969	C.L.	2 A	»
Terekoungo	13°17'N	4°55'O	12	1969	»	1 A	»

* La détermination non précédée d'un chiffre s'est effectuée à partir des descendances de plusieurs femelles. Le chiffre placé devant la détermination indique le nombre de descendances étudiées séparément.

1970, comm. pers.) que l'espèce B soit plus zoophile que l'espèce A.

La présence de l'espèce A seule, dans les stations de Boutilimit et Aleg en Mauritanie, est plus difficile à expliquer ; il s'agit, en effet, de régions très sèches et, si l'on admet qu'il peut y avoir des échanges entre les populations du fleuve Sénégal et ces oasis, en saison des pluies, on explique mal que l'on n'ait pas trouvé d'espèce B, dominante au Sénégal. Pour tenter d'expliquer ce qui nous paraît une anomalie, nous proposons le schéma suivant : les espèces A et B trouvent leur origine dans un ancêtre commun, la spéciation serait intervenue dans des zones géographiques différentes. L'espèce A se serait isolée dans la forêt humide tropicale ; l'espèce B proviendrait des zones de savane et de sahel. *A. gambiae* A aurait, en Afrique de l'Ouest, occupé, autrefois, avec la forêt, une aire de répartition beaucoup plus étendue, particulièrement au nord. Au fur et à mesure de la désertification, l'espèce A serait descendue plus au sud, laissant çà et là des îlots reliques. L'espèce B serait, par contre, une espèce est-africaine, plus exactement soudano-éthiopienne ; elle aurait, peut-être, avec les troupeaux et les peuples nilotiques, envahi les zones de sahel et de savane subdésertique, allant jusqu'à la mer au Sénégal. Les conditions de survie de l'espèce A, dans certaines zones de Mauritanie comme Aleg et Boutilimit, ne seraient pas idéales, mais, en l'absence de compétition interspécifique, sexuelle ou autre, elle s'y maintiendrait.

Ayant observé que l'humidité semblait jouer un certain rôle dans la distribution des espèces A et B, nous nous sommes demandé si les phénomènes saison-

TABLEAU 3. — Croisements effectués entre la souche A de référence (originaire de Pala 1964) et les *A. gambiae* s.l. du même village

Mois et Année	Croisement	F 1				Dissections		Type	Origine
		Mâles		Femelles					
		N	%	N	%	Fertiles	Stériles		
5-65 ...	Femelles A × Mâles Pala	195	52	180	48	141	0	A	P.G. *
6-65 ...	Mâles A × Femelles Pala	171	50,3	169	49,7	100	0	A	1 F
	Femelles A × Mâles Pala	167	56,6	128	43,4	97	0	A	1 F
7-65 ...	Mâles A × Femelles Pala	76	54,7	63	45,3	76	0	A	1 F
	Femelles A × Mâles Pala	85	47,5	94	52,5	85	0	A	1 F
	Femelles A × Mâles Pala	121	46,5	139	53,5	121	0	A	1 F
8-65 ...	Femelles A × Mâles Pala	98	45,6	117	54,4	79	0	A	P.G.
	Mâles A × Femelles Pala	98	49,7	99	50,3	70	0	A	P.G.
10-65 ...	Femelles A × Mâles Pala	54	48,6	57	51,4	38	7	A-B	P.G.
	Mâles A × Femelles Pala	47	43	62	57	40	0	A	
11-65 ...	Femelles A × Mâles Pala	35	45	42	55	34	0	A	P.G.
	Mâles A × Femelles Pala	47	43	62	57	40	0	A	P.G.
1-66 ...	Femelles A × Mâles Pala	13	26,5	36	73,5	13	0	A	P.G.
6-66 ...	Femelles A × Mâles A	6	25	18	75	0	4	B	P.G.
7-66 ...	Femelles A × Mâles Pala	118	52,2	108	47,8	110	0	A	P.G.
	Femelles A × Mâles Pala	2		3		2	0	A	P.G.
8-66 ...	Femelles A × Mâles Pala	3		5		3	0	A	P.G.
	Mâles A × Femelles Pala	14	45,2	17	54,8	14	0	A	P.G.
	Femelles A × Mâles Pala	8	40	12	60	8	0	A	P.G.
9-66 ...	Femelles A × Mâles Pala	18	47,4	20	52,6	13	0	A	P.G.
	Mâles A × Femelles Pala	22	42,3	30	57,7	20	0	A	P.G.
6-67 ...	Mâles A × Femelles Pala	17	48,6	18	51,4	16	0	A	1 F
	Femelles A × Mâles Pala	12	40	18	60	11	0	A	1 F
	Mâles A × Femelles Pala	29	44,6	36	55,3	8	0	A	1 F
	Mâles A × Femelles Pala	66	51,2	63	48,8	66	0	A	1 F
	Femelles A × Mâles Pala	24	48	26	52	24	0	A	1 F
	Mâles A × Femelles Pala	5		7		5	0	A	1 F
8-67 ...	Mâles A × Femelles Pala	22	66,7	11	33,3	11	0	A	P.G.
9-67 ...	Femelles A × Mâles Pala	32	45,7	38	54,3	20	0	A	P.G.
10-67 ...	Mâles A × Femelles Pala	103	49,6	109	51,4	82	0	A	P.G.
11-67 ...	Femelles A × Mâles Pala	32	55,2	26	44,8	28	0	A	P.G.
12-67 ...	Femelles A × Mâles Pala	50	58,8	35	41,2	50	0	A	P.G.

* P.G. Ponte globale de plusieurs femelles.
1 F Ponte d'une seule femelle.

niers d'alternance de saison des pluies et de saison sèche n'avaient pas un peu les mêmes effets, et s'il n'y avait pas prédominance de l'une ou de l'autre espèce en fonction des saisons.

Classiquement, la répartition saisonnière d'*A. gambiae* s.l. s'exprimait, en Afrique de l'Ouest, pour les deux espèces A et B ensemble (HOLSTEIN, 1952 ; CHOUMARA *et al.*, 1959 ; COZ *et al.*, 1965). Nous avons voulu, en Haute-Volta, dans une zone où les deux espèces étaient signalées (Pala), entreprendre l'étude de leur répartition saisonnière. En fait, la station choisie (tabl. 2-3) a montré une nette prédominance de l'espèce A, avec seulement trois relevés de l'espèce B, un en février, un en juin, le dernier en octobre.

La technique des croisements avec une seule souche de référence peut prêter à critiques si l'on considère que l'on met en compétition les mâles ou les femelles d'un mélange de deux espèces A et B avec uniquement le sexe opposé de l'espèce A ; l'hypothèse de préférence sexuelle homologue peut être discutée : GOMA (1963 *b*), ayant étudié au laboratoire les taux d'insémination entre les espèces A et B du complexe *A. gambiae*, admet que les fécondations se produisent aussi facilement lors des croisements inter qu'intraspécifiques. De plus, les résultats obtenus en examinant les chromosomes indiquent que, si l'espèce B est présente à Pala, elle l'est en très petite quantité (tabl. 2).

Les déterminations effectuées en Haute-Volta de 1958 à 1970 ont été récapitulées au tableau 4. Nous avons déterminé les fréquences mensuelles des déterminations des deux espèces. La saison maximale d'*A. gambiae* s.l. (HOLSTEIN, 1952 ; CHOUMARA *et al.*, 1959 ; COZ *et al.*, 1965) s'étend du mois de juin au mois d'octobre, c'est-à-dire en saison des pluies.

TABLEAU 4. — Fréquences des espèces A et B en Haute-Volta

Mois	*A. gambiae* A		*A. gambiae* B		Total
	N	%	N	%	
1	12	48	13	52	25
2	18	36	32	64	50
3	50	81,97	11	18,03	61
4	10	55,56	8	44,44	18
5 *	21	80,77	5	19,23	26
6 *	34	77,27	10	22,73	44
7 **	89	82,41	19	17,59	108
8 **	70	77,78	20	22,22	90
9 **	66	78,57	18	21,43	84
10 *	108	79,41	28	20,59	136
11	57	75	19	25	76
12	1		1		2

* Mois pluvieux dans la région la plus humide de Haute-Volta.

** Mois pluvieux dans la région la moins humide.

Durant cette période, où la densité est maximale, correspondant à la prolifération des gîtes larvaires, *A. gambiae* s.l. se développe avec un fort excédent d'*A. gambiae* A, *A. gambiae* B ne figurant que pour environ 20 % de la population totale. Nous observons, en saison sèche et froide, particulièrement en janvier-février, un renversement des tendances avec dominance de l'espèce B. C'est l'époque où la pluviométrie est nulle, où l'humidité relative est minimale et où on observe les plus grandes amplitudes thermiques ; ceci rejoint les observations de CHAUVET (1969), qui définit les zones à A comme des régions à déficit de saturation peu élevé et amplitudes thermiques faibles.

Les résultats obtenus ne nous permettent pas de dire que les espèces A et B possèdent une répartition saisonnière différente en Haute-Volta ; on constate, en effet, que l'époque où l'espèce B devient prépondérante est celle où, du fait de la sécheresse, les gîtes larvaires sont rares ; c'est également l'époque où la densité en *A. gambiae* s.l. est la plus basse. En fait, il nous paraît que les conditions climatiques prévalant en Haute-Volta ne sont pas en général favorables à l'espèce B, elles auraient plutôt tendance à favoriser l'espèce A. En saison sèche et froide, par contre (i.e. décembre, janvier, février), *A. gambiae* B trouverait des conditions lui assurant une survie supérieure à celle de *A. gambiae* A. CHAUVET (*ibid.*) observe à Madagascar une répartition des espèces A et B sensiblement différente, puisque l'espèce B est bien mieux représentée que la première ; pour lui, l'espèce A n'aurait pas à Madagascar « une plasticité physiologique aussi importante que l'espèce B ». Il estime que la situation est inverse en Afrique de l'Ouest, que dans cette région l'espèce A s'adapterait plus facilement aux exigences climatiques. Il nous apparaît que si l'espèce A est mieux adaptée aux climats humides, elle résiste moins bien pendant les périodes sèches (mois de décembre, janvier, février). Si l'on examine pour Madagascar la carte des principaux isohyètes annuels (CHAUVET, 1969), on remarque que l'espèce B est prédominante dans les zones de pluviométrie moyennes et basses (inférieures à 1.500 mm d'eau). Quand les précipitations atmosphériques sont supérieures à 1.500 mm, c'est au contraire l'espèce A qui est la plus importante. Qu'il y ait des hiatus dans la répartition géographique n'est pas tellement étonnant, la géographie dessinée à grands traits passe sous silence une multitude de facteurs locaux qui peuvent déterminer des conditions particulières. De plus, et pour parler plus particulièrement de Madagascar, les distances ne sont pas tellement importantes pour qu'on ne puisse pas admettre que les espèces d'eau douce du complexe *A. gambiae* aient la possibilité d'envahir toute l'île. La répartition géographique est dynamique, la dispersion naturelle d'*A.*

Moyennes - Températures maximales sous abri en degrés centigrades

Stations	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Dori	33,6	36,5	39,3	41,2	40,8	37,7	33,9	31,9	33,9	38,1	37,7	33,7
Ouahigouya	33,5	36,2	38,7	40,2	39,5	36,3	32,9	31,0	32,5	36,1	36,6	33,5
Ouagadougou	34,6	36,6	38,7	39,0	37,0	33,8	31,6	30,3	31,7	35,7	36,6	34,1
Fada N'Gourma	34,7	37,0	39,0	39,3	37,0	34,0	31,3	29,9	31,0	34,9	36,5	34,6
Boromo	35,2	37,4	39,0	38,8	36,5	33,6	31,4	30,4	31,4	35,1	36,4	34,6
Bobo-Dioulasso	33,4	35,6	36,8	36,3	34,5	32,0	30,1	29,0	30,1	32,8	34,1	33,1
Gaoua	35,0	36,8	37,4	36,3	34,1	31,7	30,0	29,5	30,5	33,6	35,3	34,4
Niangoloko	34,8	36,2	36,6	35,7	34,1	31,9	30,3	29,6	30,5	32,9	34,3	34,1
Banankeledaga	34,4	36,7	38,0	37,5	35,6	32,9	30,9	29,7	30,9	33,5	34,9	34,0

Moyennes calculées sur les périodes suivantes :

Dori ..... 1951-1964 = 14 ans ;
Ouahigouya ..... 1951-1964 = 14 ans ;
Ouagadougou ..... 1953-1964 = 12 ans ;
Fada N'Gourma ..... 1951-1964 = 14 ans ;
Boromo ..... 1951-1964 = 14 ans ;
Bobo-Dioulasso ..... 1951-1964 = 14 ans ;
Gaoua ..... 1951-1964 = 14 ans - lacunes : octobre 1958 ;
Niangoloko ..... 1952-1964 = 13 ans - lacunes : février 1957 ;
Banankeledaga ..... 1955-1964 = 10 ans.

Moyennes - Températures minimales sous abri

Stations	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Dori	13,8	15,9	19,9	23,9	26,3	24,9	23,2	22,3	22,6	22,0	17,9	14,4
Ouahigouya	15,8	18,1	21,5	24,8	26,1	24,1	22,9	22,2	22,1	22,3	19,2	16,3
Ouagadougou	16,6	19,1	22,9	25,7	25,1	23,1	22,3	21,5	21,6	22,3	20,3	17,3
Fada N'Gourma	16,3	18,4	22,6	25,2	24,9	23,2	22,1	21,6	21,3	21,3	18,2	16,2
Boromo	16,4	18,9	22,6	24,8	24,3	22,6	21,7	21,5	21,2	21,3	18,9	16,6
Bobo-Dioulasso	17,0	19,4	22,3	23,8	22,8	21,5	20,8	20,7	20,5	20,9	19,7	17,1
Gaoua	19,0	21,3	23,7	24,1	23,1	21,8	21,4	21,2	21,0	21,5	20,7	18,8
Niangoloko	18,0	19,8	21,7	22,5	21,9	20,8	20,4	20,4	20,4	20,7	19,8	17,8
Banankeledaga	12,5	15,6	19,6	23,2	23,4	22,0	21,3	21,2	20,9	20,7	17,5	13,5

Moyennes calculées sur les périodes suivantes :

Dori ..... 1951-1964 = 14 ans ;
Ouahigouya ..... 1951-1964 = 14 ans ;
Ouagadougou ..... 1953-1964 = 12 ans ;
Fada N'Gourma ..... 1951-1964 = 14 ans ;
Boromo ..... 1951-1964 = 14 ans - lacunes : 1952 : janvier ;
Bobo-Dioulasso ..... 1951-1964 = 14 ans ;
Gaoua ..... 1951-1964 = 14 ans - lacunes : 1958 : octobre ;
Niangoloko ..... 1954-1964 = 11 ans - lacunes : 1954 : janvier-février-mars :
Banankeledaga ..... 1955-1964 = 10 ans.

Humidité relative : 06 heures en pourcentages

Situations	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Dori	44	39	35	42	59	74	85	93	92	80	60	50
Ouagadougou	39	35	35	53	71	83	88	93	93	83	61	45
Fada N'Gourma	41	39	43	62	77	87	93	96	96	91	74	51
Boromo	41	37	44	63	80	89	94	96	96	92	76	51
Bobo-Dioulasso	41	41	50	69	83	90	93	96	96	90	76	52
Gaoua	40	45	61	77	86	91	94	95	96	93	84	56

Humidité relative : 12 heures

Dori	14	12	13	17	30	43	58	68	58	35	18	16
Ouagadougou	14	13	17	29	44	57	64	70	64	44	24	16
Fada N'Gourma	18	17	22	33	48	59	68	74	69	51	28	20
Boromo	14	15	21	35	49	60	67	73	69	50	29	17
Bobo-Dioulasso	15	19	25	41	53	63	69	74	69	54	35	19
Gaoua	20	26	36	49	59	67	71	73	71	56	41	25

Humidité relative : 18 heures

Dori	22	18	18	20	30	42	59	73	68	46	29	26
Ouagadougou	19	16	16	25	41	55	64	73	71	51	32	24
Fada N'Gourma	25	21	23	32	48	59	70	80	80	64	41	31
Boromo	20	18	20	32	49	61	71	78	78	62	39	26
Bobo-Dioulasso	19	19	23	38	53	64	72	77	76	64	46	29
Gaoua	22	24	32	46	59	68	71	76	77	65	46	30

Dori - Fada - Boromo - Bobo-Dioulasso : 1951-1964 = 14 ans ;
Ouagadougou : 1953-1964 = 12 ans ;
Gaoua : 1951-1963 = 13 ans - lacunes : octobre 1958.

Précipitations atmosphériques en millimètres d'eau

Bobo-Dioulasso

1931-1960 = 30 ans

Mois	1 au 5	6 au 10	11 au 15	16 au 20	21 au 25	26 au 30/31	Moyenne mensuelle	Nbre de jours
J	0,1	0,0	0,7	0,0	0,0	0,0	0,8	0,2
F	0,1	0,0	0,6	0,3	1,2	0,9	3,1	0,5
M	1,3	0,8	2,3	1,2	3,8	10,3	19,7	1,7
A	3,6	4,3	8,6	6,6	18,7	8,1	49,9	4,4
M	17,5	15,7	15,5	21,1	17,8	28,7	116,3	8,3
J	20,3	19,7	14,6	24,0	30,2	19,0	127,8	11,3
J	19,8	38,0	39,6	45,2	31,6	52,8	227,0	13,6
A	54,5	43,6	51,7	73,3	47,6	63,4	334,1	19,2
S	47,1	42,7	42,3	31,2	26,6	22,0	211,9	16,2
O	16,2	15,6	15,1	11,3	6,5	10,3	74,9	8,9
N	6,5	2,7	1,4	1,2	0,7	0,4	12,9	2,1
D	0,1	0,4	1,1	0,8	0,0	0,0	2,4	0,3

Totaux annuels : 1180,8 *86,7*

Koudougou

Précipitations atmosphériques

1931-1960 = 30 ans

Mois	1 au 5	6 au 10	11 au 15	16 au 20	21 au 25	26 au 30/31	Moyenne mensuelle	Nbre de jours moyens
J	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
F	0,0	0,0	0,1	0,1	0,3	0,0	0,5	0,2
M	0,2	0,4	0,7	1,7	1,7	3,9	8,6	0,7
A	1,0	2,6	3,5	2,4	5,6	4,8	19,9	2,3
M	5,8	8,3	9,7	10,3	10,8	21,8	66,7	5,7
J	17,8	15,9	15,8	22,6	18,9	21,9	112,9	7,6
J	23,8	26,2	23,9	32,5	36,1	38,5	181,0	10,6
A	34,0	45,5	37,6	47,8	46,3	47,8	259,0	14,1
S	40,5	27,0	37,7	26,5	23,3	16,5	171,5	11,0
O	11,9	10,5	7,9	7,9	6,6	1,7	46,5	4,1
N	1,5	0,5	0,0	0,3	0,3	0,0	2,6	0,3
D	0,7	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	0,1

Totaux annuels : 870,3 *56,7*

Dori

Précipitations atmosphériques

1934-1960 = 27 ans

Mois	1 au 5	6 au 10	11 au 15	16 au 20	21 au 25	26 au 30/31	Moyenne mensuelle	Nbre de jours moyens
J	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1
F	1,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	0,1
M	0,0	0,2	0,0	0,6	0,3	0,2	1,3	0,3
A	0,0	0,5	0,3	0,4	1,0	2,0	4,2	0,7
M	0,4	1,1	2,9	3,7	9,6	5,9	23,6	3,0
J	6,1	7,3	8,7	9,4	12,0	14,2	57,7	7,0
J	21,6	19,6	24,2	28,1	26,6	33,1	153,2	11,1
A	25,7	29,7	41,0	32,4	29,4	31,1	189,3	14,4
S	28,8	13,0	20,0	15,9	7,9	9,1	94,7	8,3
O	1,9	6,7	3,1	0,7	1,7	0,6	14,7	2,4
N	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
D	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Totaux annuels : 539,8 *47,4*

gambiae ne paraît pas très importante (3-4 km, GILLIES, *obs. pers.*), mais ce n'est pas le seul facteur à intervenir ; les anophèles sont particulièrement aptes à utiliser les moyens de transport créés par l'homme, bateaux, voitures, avions. L'exemple le plus fameux est celui d'*A. gambiae* s.l. qui, en 1930 (SHANNON, 1930), envahit au Brésil, venant par bateau du Sénégal, une zone de 35.000 km² et déclencha une épidémie très grave de paludisme (DAVIES, 1931). De plus, si nous admettons que le développement des populations d'*A. gambiae* s.l. est esssentiellement lié à des facteurs anthropiques, villages, communautés stables d'hommes et d'animaux, nous pensons que la répartition ne se caractérise pas seulement par des taches distinctes, mais plus par un grisé de base sur lequel apparaissent des taches plus sombres, du moins quand les conditions écologiques autorisent la survie et le développement des espèces. Nous avons capturé, sans qu'il nous soit possible de les identifier, des *A. gambiae* s.l. sur le fleuve Léraba, à la limite de la Côte d'Ivoire et de la Haute-

Volta, à une vingtaine de kilomètres de tout village ; ces captures effectuées sur homme, en chasse de nuit, nous indiquent la présence, loin de l'homme, d'*A. gambiae* capables de se satisfaire des conditions locales.

CONCLUSION.

Il nous apparaît de plus en plus que la répartition géographique des espèces A et B est liée à des facteurs climatiques ; nous avions proposé (Coz et Hamon, 1964), il y a quelques années, des aires de répartition nettement distinctes ; nous pensions alors que les zones de sympatrie étaient limitées aux zones classées par Aubreville *et al.*, comme « aires septentrionales » des forêts claires et savanes boisées relativement sèches. Plus tard (Coz, 1968), nous avons estimé que dans les zones de sympatrie intervenaient des phénomènes d'allochronie se caractérisant par une alternance saisonnière des espèces A et B. Cette hypothèse a été rejetée pour l'île de Madagascar par Chauvet (1969). Actuellement, nous estimons que, pour l'Afrique de l'Ouest, les zones humides constituent un milieu favorable à l'espèce A, que les deux espèces A et B se rencontrent dans les savanes et le sahel, que l'importance relative de l'espèce B va en s'accentuant, au fur et à mesure que l'on se dirige vers les régions sèches. Dans les zones de sympatrie, sans que l'on puisse à proprement parler utiliser le terme d'allochronie, nous constatons une prépondérance de l'espèce A pendant une bonne partie de l'année, sauf toutefois en pleine saison sèche, où l'espèce B devient la plus importante. Cette inversion dans les tendances semble nous indiquer que les conditions écoclimatiques, prévalant durant la saison des pluies, sont favorables à l'espèce A. Un climat plus sec convient mieux à l'espèce B. Ceci nous fait rejoindre l'hypothèse formulée précédemment sur l'origine étrangère de l'espèce B qui, à notre avis, viendrait d'Afrique de l'Est, et plus particulièrement du Soudan.

Remerciements.

L'auteur exprime ses plus vifs remerciements à MM. les Professeurs Bergerard et Grenier pour les critiques et les suggestions qu'ils ont bien voulu apporter au manuscrit. Il tient à remercier les Entomologistes de l'O.R.S.T.O.M. qui ont contribué à la récolte d'*A. gambiae* dans les différentes régions d'Afrique de l'Ouest, tout particulièrement MM. J. Hamon, R. le Berre, J. Brengues, R. Subra, G. Pichon.

Il remercie vivement le personnel du laboratoire d'Entomologie du Centre Muraz et de la Mission O.R.S.T.O.M. auprès de l'O.C.C.G.E.

Il est redevable à M. G. Davidson de nombreuses déterminations, il le prie de trouver ici l'expression de sa gratitude.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 24 avril 1972.

Bibliographie

Alexander (R. D.), 1964. — Evolution of mating behaviour in arthropods. *Symposia of the Royal Entomological Society of London,* **2,** 78-94.

Aubreville (A.), Duvigneaud (P.), Hoyle (A. C.), Keay (R. J. M.), Mendonca (F. A.) et Pichi-Sermolli (R. E. G.), 1959. — *Carte de la végétation de l'Afrique au sud du Tropique du Cancer,* Oxford University Press, Londres.

Burgess (R. W.), 1962. — Preliminary experiments on the hybridization of *Anopheles gambiae* Giles and *Anopheles melas* Theobald. *Am. J. trop. Med. Hyg.,* **11,** 702-704.

Chauvet (G.), 1969. — Etudes, en particulier au moyen de radio-isotopes, sur l'éthologie et la physiologie comparées des espèces A et B du complexe *Anopheles gambiae,* dans une zone de sympatrie, à Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.,* **7,** 61-91.

Chauvet (G.), 1969. — Répartition et écologie du complexe *Anopheles gambiae* à Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. Parasitol.,* **7,** 235-275.

Chauvet (G.), Davidson (G.) et Déjardin (J.), 1969. — Validité d'une méthode chétotaxique de distinction des larves d'espèces A et B du complexe *Anopheles gambiae* à Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.,* **7,** 51-60.

Chauvet (G.) et Déjardin (J.), 1968. — Caractères chétotaxiques de distinction des larves d'espèces A et B du complexe *Anopheles gambiae* à Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.,* **6,** 69-101.

Coluzzi (M.), 1964. — Morphological divergences in the *Anopheles gambiae* complex. *Riv. Malariol.,* **43,** 197-232.

Coluzzi (M.), 1968. — Cromosomi politenici delle cellule nutrici ovariche nel complesso *gambiae* del genere *Anopheles. Parassitologia,* **10,** 179-184.

Coluzzi (M.) and Sabatini (A.), 1967. — Cytogenetic observations on species A and B of the *Anopheles gambiae* complex. *Parassitologia,* **9,** 73-88.

Coronel (L. T.), 1962. — Morphological variations in *Anopheles gambiae* Giles. *WHO/mal/*328.

Coz (J.), 1968. — Etude de la répartition d'*A. gambiae* s.l. en Afrique de l'Ouest. *Rapp. final 8e Conf. techn. O.C.C.G.E.,* Document ronéotypé O.C.C. G.E., Bobo-Dioulasso, 293-294.

Coz (J.) et Brengues (J.), 1967. — Le complexe *Anopheles gambiae* et l'épidémiologie du paludisme et de la filariose de Bancroft en Afrique de l'Ouest. *Méd. Afr. noire,* **6,** 301-303.

Coz (J.), Eyraud (M.), Venard (P.), Attiou (B.), Somda (D.) et Ouedraogo (V.), 1965. — Expériences en Haute-Volta sur l'utilisation de cases-pièges pour la mesure de l'activité du D.D.T. contre les moustiques. *Bull. Org. mond. Santé,* **33,** 435-452.

Coz (J.) et Hamon (J.), 1964. — Le complexe *Anopheles gambiae* en Afrique occidentale. *Riv. Malariol.,* **43,** 233-263.

Coz (J.), Hamon (J.), Sales (S.), Eyraud (M.), Brengues (J.) et Subra (R.), 1966. — Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone de forêt humide dense, la région de Sassandra, République de Côte-d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.,* **7,** 13-42.

Choumara (R.), Hamon (J.), Bailly (H.), Adam (J.-P.) et Ricosse (J.-H.), 1959. — Le paludisme dans la zone pilote de Bobo-Dioulasso, Haute-Volta. *Cah. O.R.S.T.O.M.,* **17,** 17-123, Paris.

Davidson (G.), 1956. — Insecticide resistance in *Anopheles gambiae* Giles : a case of simple Mendelian inheritance. *Nature,* **178,** 861-863.

Davidson (G.), 1962. — *Anopheles gambiae* complex. *Nature,* **196,** 907.

Davidson (G.), 1963. — Speciation in *Anopheles gambiae* Giles. *C.R. 7e Congr. Int. Méd. trop. Paludisme,* Rio de Janeiro, 438-439.

Davidson (G.), 1964 *a.* — *Anopheles gambiae,* a complex of species. *Bull. Org. mond. Santé,* **31,** 625-634.

Davidson (G.), 1964 *b.* — The five mating types in the *Anopheles gambiae* complex. *Riv. Malariol.,* **43,** 167-183.

Davidson (G.), 1967. — A distribution map of the member species of the *Anopheles gambiae* complex. *Trans. R. Soc. trop. Méd. Hyg.,* **61,** 454.

Davidson (G.) and Jackson (C. E.), 1962. — Incipient speciation in *Anopheles gambiae* Giles. *Bull. Org. mond. Santé,* **27,** 303-305.

Davidson (G.), Odetoyinbo (J. A.), Colussa (B.) and Coz (J.), 1970. — A field attempt to assess the mating competitiveness of sterile males produced by crossing 2 member species of the *Anopheles gambiae* complex. *Bull. Org. mond. Santé,* **42,** 55-67.

Doucet (J.), Adam (J.-P.) et Binson (G.), 1960. — Les *Culicidae* de la Côte-d'Ivoire. *Ann. Parasit. hum. comp.,* **35,** 301-408.

Gelfand (H. M.), 1954. — The Anopheline mosquitoes of Liberia. *West Afr. Med. J.,* N.S., **3,** 80-88.

Gillies (M. T.), 1954. — The recognition of age-groups within populations of *Anopheles gambiae* by the pre-gravid rate and the sporozoite rate. *Ann. trop. Med. Parasit.,* **48,** 58-74.

Gillies (M. T.), 1956. — A new character for the recognition of nulliparous females of *Anopheles gambiae*. *Bull. Org. mond. Santé,* **15,** 451-459.

Gillies (M. T.), Hamon (J.), Davidson (G.), De Meillon (B.) et Mattingly (P. F.), 1961. — *Guide d'entomologie appliquée à la lutte antipaludique dans la région africaine,* de l'O.M.S., Brazzaville.

Goma (L. K. H.), 1963 *a.* — Tests for multiple insemination in *Anopheles gambiae* Giles. *Nature (Lond.),* **197,** 99-100.

Goma (L. K. H.), 1963 *b.* — The sexual activity of *Anopheles gambiae* Giles. *Biochem. J.,* **89,** 75.

Hamon (J.), Dedewanou (B.) et Eyraud (M.), 1962. — Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone forestière africaine, la région de Man, République de Côte-d'Ivoire. *Bull. I.F.A.N.,* **24,** 854-879.

Holstein (M.), 1952. — Biologie d'*Anopheles gambiae*. *Monogr. Ser. Org. mond. Santé,* n° 9, 176 p.

Kuhlow (F.), 1962. — Beobachtungen und Experimente über den *Anopheles gambiae* Komplex, Abtrennung von *Anopheles tangensis* n. sp. *Zeit. Tropenmed. Parasit.,* **13,** 442-449.

La Cour (L. F.), 1941. — Acetic orcein : a new stain fixative for chromosomes. *Stain. Techn.,* **16,** 169-174.

L'Héritier (P.-H.), 1954. — Traité de génétique, 518 p. *Presses Universitaires de France,* Paris.

Mayr (E.), 1942. — Systematics and the origin of species. *Columbia University Press,* New York, 334 p.

Mayr (E.), 1963. — Animal species and evolution. *Harvard University Press,* 767 p.

Marchal (E.), 1959. — Variation de la population anophélienne d'une mare à salinité variable de la région de Konakri (Guinée française). *Bull. Inst. fr. Afr. noire (A),* **21,** 180-203.

Muirhead-Thompson (R. C.), 1945. — Studies on the breeding places and control of *Anopheles gambiae* and *A. gambiae* var. *melas* in coastal districts of Sierra Leone. *Bull. ent. Res.,* **36,** 185-252.

Muirhead-Thompson (R. C.), 1948. — Studies on *Anopheles gambiae* and *A. melas* in and around Lagos. *Bull. ent. Res.,* **38,** 527-558.

Paterson (H. E.), 1962. — Status of the East African salt-water breeding variant of *Anopheles gambiae* Giles. *Nature (Lond.),* **195,** 469-470.

Paterson (H. E.), Paterson (J. S.) and Van Eeden (G. J.), 1963. — A new member of the *Anopheles*

gambiae complex. *Medical Proceeding : Mediese Bydraes,* **9,** 414-418.

PURI (I. M.), 1928. — The relationship of certain morphological characters of anophelines larvae to the classification of Indian anopheline mosquitoes. *Ind. J. med. Res.,* **16,** 519-528.

RAMSDALE (C. D.) and LEPORT (G. H.), 1967. — Studies on the *Anopheles gambiae* complex in West Africa. *Bull. Org. mond. Santé,* **36,** 494-500.

RIBBANDS (C. R.), 1944 *a*. — The influence of rainfall, tides and periodic fluctuations on a population of *Anopheles melas* Theo. *Bull. ent. Res.,* **35,** 271-295.

RIBBANDS (C. R.), 1944 *b*. — Differences between *Anopheles melas* and *Anopheles gambiae*. Salinity relations of larvae and maxillary palp banding of adult females. *Ann. trop. Med. Parasit.,* **38,** 88-98.

RIBBANDS (C. R.), 1944 *c*. — Differences between *Anopheles melas* (*A. gambiae* var. *melas*) and *Anopheles gambiae*. The larval pecten. *Ann. trop. Med. Parasit.,* **38,** 85-86.

SERVICE (M. W.), 1970 *a*. — Identification of the *Anopheles gambiae* complex in Nigeria by larval and adult chromosomes. *Ann. trop. Med. Parasit.,* **64,** 131-136.

SERVICE (M. W.), 1970 *b*. — Ecological notes on species A and B of the *Anopheles gambiae* complex in the Kusumu area of Kenya. *Bull. ent. Res.,* **60,** 105-108.

SHANNON (R. C.), 1930. — Apparecimento de uma especie africana de *Anopheles* no Brazil. *Brasil Medico,* **44,** 515-516.

Contribution à la biologie du complexe *Anopheles gambiae* Giles en Afrique Occidentale [1]

J. COZ

Pharmacien-Chimiste des Armées,
Entomologiste médical de l'O.R.S.T.O.M.,
Mission O.R.S.T.O.M. auprès de l'O.C.C.G.E.
Bobo-Dioulasso (HauteVolta).

RÉSUMÉ.

L'auteur étudie quelques aspects de la biologie du complexe A. gambiae *en Afrique de l'Ouest. Il remarque qu'*A. melas, *espèce d'eau salée, est un moins bon vecteur naturel de paludisme humain qu'*A. gambiae *s.l. Les espèces A et B sont étudiées dans différentes zones écologiques, en forêt pour l'espèce A, en sahel pour l'espèce B et en savane dans une zone de sympatrie.*

En zone de sympatrie, les captures sur homme et animaux montrent que l'espèce B est légèrement plus zoophile que l'espèce A. Cette observation est corroborée par le fait que l'indice sporozoïtique est plus élevé chez les Anophèles capturés sur l'homme que sur le bétail.

Expérimentalement, les espèces A, B et melas *transmettent la filariose de Bancroft de la même manière. L'espèce A, du moins pour les colonies utilisées, est un meilleur vecteur de* P. falciparum *que l'espèce B.*

SUMMARY.

The author studies some biological aspects of A. gambiae *complex. He notes that* A. melas, *salt water species, is a less good natural vector of human malaria than* A. gambiae *s.l. Species A and B are studied in different ecological zones, one forest area for species A, one sahel area for species B and a sympatric one in savannah.*

In sympatric area, compared captures on man and animals show that species B is slightly more zoophilic than species A ; this observation is corroborated by the fact that sporozoitic index are higher on man than on cattle.

Experimentaly species A, B and melas *transmit Bancroft filariasis in the same way. Species A, at least in the used strains, is a better vector of* P. falciparum *than species B.*

INTRODUCTION.

Depuis les travaux de MUIRHEAD-THOMPSON (1948), BURGESS (1962), DAVIDSON (1962, 1964), COZ et HAMON (1964), COZ et BRENGUES (1967), nous connaissons, en Afrique de l'Ouest, l'existence de trois espèces du complexe *A. gambiae : A. melas* (Theobald) et les espèces A et B. *A. melas,* espèce dont les larves vivent en eau saumâtre, est limité à la bordure littorale ; les espèces A et B ont des larves vivant en eau douce, leurs distributions dépendent de facteurs climatiques, et tout particulièrement de l'humidité (COZ, 1973). *A. gambiae* s.l. est connu pour son rôle vecteur de maladies humaines, tout particulièrement de paludisme, de filariose de Bancroft et de certaines viroses : virus O'Nyong-Nyong (WILLIAMS *et al.,* 1965), virus Tataguine (SALAUN *et al.,* 1968), virus Chikungunya (BRES *et al.,* 1969), virus Ilesha (CORNET, communication personnelle). Il est malheureusement difficile de connaître la part qui revient à chacun des membres du complexe dans la transmission de ces maladies. La biologie comparée des différentes espèces, basée sur une étude morphologique assez simple comme l'examen des hétérosomes (COLUZZI, 1968 ; COLUZZI et SABATINI, 1967), entraînera une connaissance plus précise des différentes espèces et de l'épidémiologie des maladies transmises.

GENERALITES.

Depuis sa description sous le nom d'*A. costalis* var. *melas* par Theobald en 1903, *A. melas* était connu pour se trouver dans les zones littorales ; les larves étaient

(1) Cet article fait partie d'une Thèse de Doctorat ès Sciences, effectuée sous la direction du Pr BERGERARD, Thèse soutenue à la Faculté des Sciences d'Orsay.

rencontrées dans les lagunes saumâtres. Ce caractère de tolérance au sel permet de le différencier d'*A. gambiae* s.l. (RIBBANS, 1944). GELFAND (1955 *a-b*) observe qu'*A. melas* est trouvé naturellement plus infecté par *Wuchereria bancrofti* Cobbold, qu'*A. gambiae* au Libéria ; il trouve un indice d'infection en larves stade III, formes métacycliques de la filaire chez l'insecte, de 3,6 % (effectif : 306) pour *A. melas* et de 1,5 % (262) pour *A. gambiae ;* ces chiffres indiquent tout au plus une tendance, car ils ne sont pas significativement différents. Le même auteur (1955 *b*), au moyen de pièges-fenêtres, trouve qu'*A. melas,* bien qu'endophage, est plus exophile qu'*A. gambiae*. Pour BURGESS (1960), au Libéria, *A. melas* est un moins bon vecteur de *Plasmodium falciparum* qu'*A. gambiae ;* ce dernier serait plus anthropophile que le premier. *A. melas* transmet le paludisme (BARBER et OLINGER, 1931 ; BLACKLOCK et WILSON, 1941) presque aussi bien expérimentalement qu'*A. gambiae* s.l. (ROBERTSON, 1945 ; BURGESS, 1960) ; dans la nature, il est cependant trouvé moins infecté qu'*A gambiae*. Ainsi, au Nigeria, MUIRHEAD-THOMPSON (1948) trouve des indices sporozoïtiques de 10 % pour *A. gambiae,* de 3,5 % pour *A. melas*. Au Libéria, GELFAND (1955 *b*) donne des Is de 1,4 % pour *A. melas* et de 5,7 % pour *A. gambiae*.

COZ *et al.* (1966), en Côte-d'Ivoire, observent que les indices sporozoïtiques sont plus élevés en forêt, à quelques kilomètres de la côte, où l'on ne trouve que *A. gambiae* A, Is = 4,60 (2.650) (2), que dans les villages du littoral où l'on trouve un mélange de *A. gambiae* A et de *A. melas,* Is = 0,70 (1.128). Les taux de survie des anophèles, définis à partir de la proportion de femelles pares (DETINOVA, 1945, 1962 ; COZ *et al.,* 1961), se trouvant être sensiblement les mêmes, 62 % de femelles pares en forêt (520), 69 % de femelles pares sur le littoral (243), l'explication se trouve dans le fait que, dans les villages côtiers, on trouve un mélange d'*A. melas* et d'*A. gambiae* A, alors qu'à l'intérieur on ne trouve qu'*A. gambiae* A. *A. melas* transmet moins bien le paludisme pour des raisons intrinsèques de type immunitaire ou à cause d'une plus grande zoophilie. En 1971, BRENGUES et COZ (1973) trouvent qu'en insectarium à Bobo-Dioulasso, *A. melas* survit moins bien qu'*A. gambiae* A. Il s'agit là de souches exogènes, du moins pour *A. melas,* placées dans des conditions extraordinaires, mais ces expériences montrent que ces souches répondent différemment aux sollicitations du milieu.

Alors qu'*A. gambiae* A manifeste une résistance physiologique importante à la dieldrine et au gammexane, *A. melas* (COZ *et al.,* 1966) est normalement sensible à ces insecticides. La juxtaposition, à Sassandra, de populations d'*A. gambiae* A possédant un gène monofactoriel de résistance aux insecticides précités et de populations d'*A. melas* normalement sensibles, milite en faveur de l'absence d'échanges génétiques. On ne connaît actuellement pas de cas de résistance aux insecticides chez *A. melas* dans toute son aire de répartition, alors que dans les zones contact les espèces A et B du complexe *A. gambiae* montrent partout une résistance physiologique importante.

Les premières relations sur la biologie comparée des espèces A et B sont celles de COZ et HAMON (1964), qui comparaient deux zones où ils avaient étudié l'aspect entomologique de l'épidémiologie du paludisme : la Côte d'Ivoire, dans les zones de Man (HAMON *et al.,* 1962), de Sassandra (COZ *et al.,* 1966), et la Haute-Volta, dans la région de Dori (HAMON *et al.,* 1965). Ils observaient qu'à Dori, pays de sahel, au nord de la Haute-Volta, les indices sporozoïtiques, reflets assez fidèles des préférences alimentaires des moustiques, étaient de :

— 0,13 % (2.989) dans la ville de Dori ;

— 0,38 % (8.222) dans les environs.

La région de Dori est essentiellement une zone à *A. gambiae* B (COZ, 1973). L'âge physiologique, établi à partir du pourcentage de femelles pares (62 %), n'est pas sensiblement plus bas que celui rencontré à Sassandra et à Man (62 %, 68 %), zone à *A. gambiae* A ; la moyenne d'âge des *A. gambiae* étant sensiblement la même, on pourrait s'attendre à trouver des indices sporozoïtiques analogues. En fait, à Man (HAMON *et al.,* 1962), l'Is moyen = 1,37 (2.707) ; à Sassandra (COZ *et al.,* 1966), Is = 4,60.

La solution qui paraît la plus vraisemblable est celle qui consiste à expliquer les différences observées par des préférences alimentaires différentes ; on peut difficilement admettre que les différences de gamétocytémie observées entre la forêt et le sahel soient suffisantes pour expliquer les écarts existant entre les indices sporozoïtiques de sahel et de forêt.

A Madagascar, dans le sud-ouest de l'île, où l'espèce B semble être l'espèce prépondérante (CHAUVET, 1969 *a-b*), nous avions trouvé en 1960 (COZ, 1961) une zoophilie importante (78 % d'*A. gambiae* nourris sur animaux autres que l'homme dans les habitations humaines, 96 % sur animaux dans les locaux annexes, granges, maisons abandonnées, etc.). L'indice sporozoïtique était très bas, 0,08 % (9.751). Sur les hauts plateaux de Madagascar, l'espèce B est zoophile (CHAUVET, 1969 *a-b*). Dans l'est du pays, caractérisé par une humidité relative, l'espèce A dominante est nettement plus anthropophile. Pour CHAUVET (*loc. cit.*), « l'espèce B est essentiellement zoophage et exophage, alors que l'espèce A est anthropophile et endophage ».

En Afrique de l'Est (Tanzanie), WHITE (1970), déterminant les femelles par la morphologie des chromosomes, trouve pour *A. gambiae* A un indice sporo-

(2) Les chiffres entre parenthèses indiquent l'effectif sur lequel le pourcentage est calculé.

zoïtique de 3,9 % (2.147) ; il n'observe, par contre, aucune infection chez *A. gambiae* B (228). Cet auteur estime que dans les captures effectuées à l'intérieur des habitations, l'anthropophilie de l'espèce A est plus importante que celle de l'espèce B.

Au Nigeria, par contre, SERVICE (1970) ne trouve pas de différence significative entre les indices sporozoïtiques des espèces A et B et entre leurs préférences trophiques.

Enfin, la résistance aux insecticides semble être apparue aussi bien dans l'espèce A que dans l'espèce B. COZ et HAMON (1963) limitaient la résistance de *A. gambiae* s.l. à la dieldrine et au lindane, à une zone ouest-africaine restreinte. Depuis, les recherches s'intensifiant, et aussi peut-être la résistance grâce au développement de l'emploi des insecticides tant en usage agricole que médical et vétérinaire, nous avons observé une extension de son aire de répartition aussi bien pour l'espèce A que pour l'espèce B (COZ *et al.*, 1968).

Certains pays semblent encore indemnes de résistance, tant pour l'espèce A que pour l'espèce B. Ce sont particulièrement certains pays d'Afrique de l'Est, Tanzanie, Uganda, Kenya, etc. (COZ *et al., ibid.*). Il apparaît, de plus, qu'*A. merus* ne présente pas encore de résistance aux cyclodiènes et à l'HCH, ressemblant en cela à *A. melas*, son homologue d'eau salée ouest-africain.

La comparaison des espèces dulçaquicoles dans des biotopes différents présente toutefois l'inconvénient de ne pas tenir compte de l'influence du milieu sur le comportement de l'insecte et de considérer comme spécifique ce qui peut n'être que circonstanciel. Ainsi, si l'espèce B montre de la zoophilie à Dori, ce fait est peut-être dû à ce que, dans cette région, le cheptel est important.

La même remarque peut s'appliquer au district de Morombé, dans le sud-ouest malgache, où pour 36.049 habitants en janvier 1960, on comptait 52.106 bœufs, 1.745 ovins et caprins, 1.365 porcins (COZ, 1961).

A Sassandra, l'espèce A est peut-être anthropophile parce que l'homme, du fait de l'absence de gros bétail domestique, est plus facile à atteindre. Les préférences trophiques peuvent être plus ou moins nettes ; c'est ainsi qu'au tableau 1, relatant les captures effectuées à Koudougou en 1970, on constate que de nombreuses espèces ne sont pratiquement pas capturées sur homme. Il arrive que ces tendances soient plus nuancées. C'est à notre avis ce qui se passe pour *A. gambiae* A et B dans la région précitée où nous avons travaillé dans le second semestre de 1970.

Sur les hauts plateaux malgaches, où *A. gambiae* B est certainement zoophile, le problème est un petit peu différent, du fait du type d'habitation. Ce sont, en général, des maisons assez hermétiques, le plus souvent flanquées d'une petite étable plus facile d'accès pour les moustiques que le logement des hommes. Ce type de construction constitue un véritable moyen de sélection ressemblant en fait à ceux utilisés expérimentalement par GILLIES (1964) qui, en quelques générations, obtient la sélection de souches plus anthropophiles ou plus zoophiles.

TABLEAU 1. — Espèces de moustiques capturées sous moustiquaires-pièges à l'extérieur au cours de 29 nuits de septembre à novembre 1970 à Koudougou (Haute-Volta)

Espèces capturées	Captures sur homme			Captures sur veaux		
	à jeun	gorgés	gravides	à jeun	gorgés	gravides
A. coustani ziemanni	—	1	—	—	109	—
A. flavicosta	—	2	—	—	183	—
A. funestus	7	256	12	1	16	1
A. gambiae s.l.	51	536	32	18	313	10
A. maculipalpis	—	—	—	—	7	—
A. nili	—	—	—	—	2	—
A. pharoensis	—	2	—	—	25	9
A. rufipes rufipes	—	—	—	1	53	—
A. rufipes ingrami	—	12	—	1	1 258	1
A. squamosus	—	2	—	—	275	—
C. fatigans	—	5	—	2	3	—
Ae. dalzieli	—	—	—	—	3	—
Ae. hirsutus	—	3	—	—	2	—
Ae. jamoti	—	1	—	—	—	—
Ae. minutus	—	—	—	—	5	—
Ae. aegypti	—	—	—	—	1	—
Ae. argenteopunctatus	—	—	—	—	1	—
M. uniformis	—	12	—	—	11	—

1. ETUDE SUR LE TERRAIN. ECOLOGIE COMPAREE DES ESPECES A ET B DANS UNE ZONE DE SYMPATRIE.

Dans la région de Koudougou (Coz, 1973), nous avons voulu étudier les préférences alimentaires des espèces A et B. Pour ce faire, nous avons capturé parallèlement des moustiques sur homme et veau, les avons déterminés par examen cytomorphologique et recherché les sporozoïtes de *Plasmodiidae* et les larves infestantes de *Wuchereria bancrofti* Cobbold, qui sont le signe d'un contact plus ou moins étroit avec l'homme.

1.1. *Méthodes. Captures.*

Les moustiques ont été capturés à la main, d'une part, de jour, dans les habitations, d'autre part, à l'extérieur, la nuit, sous moustiquaires-pièges. Ces appareils sont constitués d'un bâti métallique supportant une grande tente dont le toit est en tissu imperméable et les parois en tissu de moustiquaire. Les panneaux verticaux ne reposent pas à terre et ménagent un espace par où les moustiques peuvent entrer. Dans un premier temps, nous avons utilisé en parallèle une moustiquaire-piège appâtée avec un homme qui dormait sur un lit de camp et une moustiquaire-piège appâtée avec un veau. *A. gambiae* s.l. paraissant peu attiré par le veau, nous avons utilisé successivement deux puis trois moustiquaires-pièges avec veau ; nous avons travaillé 6 nuits avec un veau, 5 nuits avec deux veaux, 18 nuits avec trois veaux. Les moustiques étaient collectés toutes les trois heures à l'intérieur des moustiquaires-pièges.

1.2. *Détermination et dissection.*

Tous les moustiques étaient déterminés ; les *A. gambiae* s.l. au stade III de Christophers étaient striés, leurs ovaires disséqués ; les chromosomes polytènes des cellules nourricières étaient colorés à l'orcéine acétolactique et déterminés en se basant sur les caractères de Coluzzi (Coz, 1973).

Des femelles gravides étaient mises à pondre et déterminées sur les chromosomes polytènes des glandes salivaires larvaires. On examinait d'autre part la présence ou l'absence de sporozoïtes de *Plasmodiidae* et de formes infestantes de *W. bancrofti* chez *A. gambiae* et *A. funestus* (Nelson, 1959).

1.3. *Résultats.*

La plupart des espèces capturées (tabl. 1 et 2) ne participent pas directement à ce propos ; elles n'en sont pas moins intéressantes, car elles situent la position d'*A. gambiae* s.l. anthropophile, certes, mais moins qu'*A. funestus* Giles et beaucoup plus cependant qu'*A. flavicosta* Edwards ou *A. rufipes* var. *ingrami* Edwards.

Tableau 2. — Espèces de moustiques capturées dans les habitations de septembre à novembre 1970, à Koudougou

	Femelles à jeûn	Femelles gorgées	Femelles gravides
A. flavicosta	1	22	5
A. funestus	28	1658	443
A. gambiae s.l.	11	1413	184
A. pharoensis	—	3	1
A. rufipes rufipes ...	—	20	—
A. rufipes ingrami ..	6	145	12
C. fatigans .	—	2	2
M. uniformis	—	9	—

Tableau 3. — Détermination des femelles gorgées du complexe *A. gambiae* capturées sous Moustiquaires-pièges (homme - veau)

Appât	Espèce B	Espèce A	Total
homme	20	97	117
veau	10	17	27

$\chi^2_c = 4{,}15$ pour 1 d.d.l ;

Les deux espèces A et B du complexe *A. gambiae* sont agressives pour l'homme et le veau ; nous notons toutefois une anthropophilie légèrement supérieure de l'espèce A (tabl. 3). L'analyse statistique des résultats donne un $\chi_c^2 = 4{,}15$ (χ^2 corrigé par la méthode de Yates) pour un degré de liberté. La différence observée est significative. L'espèce A n'est que légèrement plus anthropophile que l'espèce B. Les préférences alimentaires ne sont pas diamétralement opposées, tout au plus légèrement différentes. On peut également aborder le problème des préférences trophiques par le biais de l'analyse des indices sporozoïtiques qui, en l'absence de paludisme animal, donnent un reflet des contacts entre l'homme et l'anophèle. Les résultats, figurés au tableau 4, montrent que les indices sporozoïtiques sont plus élevés sur les *A. gambiae* s.l. capturés sur homme que sur ceux capturés sur veau. Le tableau 4 présente les résultats pour les femelles à jeun, gorgées et gravides. Nous n'avons pas retenu, dans l'analyse statistique, les femelles à jeun, ne voulant pas préjuger de leur devenir, repas sur place ou fuite et recherche d'un hôte approprié, ni les femelles gravides, dont il est difficile d'expliquer la présence. Il est possible que les femelles gravides viennent pour se nourrir, mais leur venue peut s'expliquer par d'autres raisons, peut-être même par un vol sans but.

TABLEAU 4. — Indices sporozoïtiques et filariens (Bancroft) observés chez *A. gambiae* s.l. capturé de nuit à l'extérieur sous sous moustiquaires-pièges (Kondougou, de septembre à décembre 1970)

A. gambiae	Moustiquaires-homme					Moustiquaire-veau				
	N	S	S %	Fil.	Fil. %	N	S	S %	Fil.	Fil. %
à jeûn	44	44	9,09	0	0	13	0	—	2	—
gorgés	444	54	12,16	2	0,45	280	17	6,07	1	0,36
gravides	12	0	—	0	—	10	0	—	0	—
Total	500	58	11,6	2	0,40	303	17	5,61	3	0,99

Les insectes fraîchement gorgés, que l'on peut soupçonner raisonnablement s'être nourris sous la moustiquaire, présentent des indices sporozoïtiques significativement différents sur l'homme, où ils sont les plus élevés, que sur le veau ($\chi_c^2 = 6,5$ pour 1 d.d.l.). Chez *A. funestus*, les indices sporozoïtiques ne sont pas différents sur l'homme et sur le veau (tabl. 5) ; l'analyse statistique donne pour les femelles gorgées $\chi_c^2 = 0,62$ pour 1 d.d.l.

Dans les habitations, les *A. gambiae* s.l. capturés de jour se situent (tabl. 6), si l'on examine les femelles gorgées, à mi-distance entre celles capturées sur homme et sur veau. Il n'y a pas de différence significative entre les proportions des espèces A et B, d'une part sur homme de nuit, d'autre part sur veau, et les proportions observées dans les habitations (tabl. 7) :

— capture de nuit sur homme-habitations :

$$\chi_c^2 = 2,16 \text{ (1 d.d.l.)}$$

— capture de nuit sur veau-habitations :

$$\chi_c^2 = 0,86 \text{ (1 d.d.l.)}$$

Les indices sporozoïtiques, chez les femelles gorgées des habitations, vont dans le même sens ; ils sont compris (tabl. 6) entre ceux des *A. gambiae* capturés sur l'homme et sur le veau.

Les résultats observés pour *A. funestus* (tabl. 8) sont donnés à titre indicatif.

Une étude plus attentive des femelles infestées par des sporozoïtes nous a amené à déterminer huit femelles de l'espèce A infestées, contre une de l'espèce B. Cette observation nous permet tout au plus d'affirmer le pouvoir vecteur des deux espèces, mais ne nous autorise pas à définir l'importance relative de leur pouvoir intrinsèque de transmission du paludisme.

1.4. *Discussion.*

A l'examen des résultats, il nous apparaît que, dans la région de Koudougou, l'espèce B est légèrement plus zoophile que l'espèce A ; ceci découle des captures comparées sur homme et sur veau. L'espèce B étant légèrement plus zoophile, il est normal que les indices sporozoïtiques de *Plasmodium*, très vraisemblablement humains, en l'absence de grands singes, reflètent cette tendance. COZ et HAMON (1964), effectuant une étude identique à Koumbia (Haute-Volta), n'observaient pas de différence entre les indices sporozoïtiques des femelles capturées sur homme et sur veau, et concluaient que, dans des conditions d'environnement identiques, « les formes A et B du complexe *A. gambiae* ont sensiblement les mêmes préférences trophiques ». A la lumière de nos connaissances actuelles sur la répartition (COZ, 1973), nous observons, pour ne tenir compte que des femelles capturées dans les habitations en juillet et août 1969, 14 % de femelles B (109) à Koumbia, contre 25 % (116) à Koudougou, en 1971. En 1964 (COZ et HAMON, *loc. cit.*), nous avions trouvé 53 infections (1970) chez les femelles prises sur homme, 13 infections (583) chez celles prises sur veau. Il y avait légèrement plus d'infections chez les moustiques de l'homme

TABLEAU 5. — Indices sporozoïtiques et filariens (Bancroft) observés chez *A. funestus* capturés de nuit sous moustiquaires-pièges (Koudougou de septembre à décembre 1970)

A. funestus	Moustiquaire-homme					Moustiquaire-veau				
	N	S	S %	Fil.	Fil. %	N	S	S %	Fil.	Fil. %
à jeûn	5	1	—	—	—	10	—	—	—	—
gorgés	203	12	5,91	1	0,49	137	12	8,76	1	0,73
gravides	12	—	—	1	—	5	1	—	—	—
Total	220	13	5,91	2	0,91	152	13	8,55	1	0,66

Tableau 6. — Indices sporozoïtiques et filariens (Bancroft) observés chez *A. gambiae* capturé de jour dans les habitations (Koudougou de septembre à décembre 1970)

A. gambiae	N	S	S %	Fil.	Fil. %
A jeûn	9	0	—	1	—
Gorgés	1 302	126	9,68	13	0,998
Gravides	85	8	9,41	1	1,18
Total	1 396	134	9,60	15	1,07

Tableau 7. — Détermination des captures d'*A. gambiae* s.l. effectuées de jour dans les habitations à Koudougou de septembre à décembre 1971

Détermination	Méthode utilisée	
	C.L. *	C.F. *
Espèce A	10	86
Espèce B	11	30
$\chi^2_c = 34{,}6$ pour 1 d.d.l.		

* C.L. = Chromosomes larvaires ;
C.F. = Chromosomes des femelles gorgées stade III.

Tableau 8. — Indices sporozoïtiques et filariens (Bancroft) observés chez *A. funestus* capturé de jour dans les habitations (Koudougou de septembre à décembre 1970)

A. funestus	N	S	S %	Fil.	Fil. %
A jeûn	22	0	—	0	—
Gorgés	1 552	80	5,15	8	0,52
Gravides	331	22	6,65	1	0,30
Total	1 905	102	5,35	9	0,47

que sur ceux du veau, mais la différence n'étant pas significative, nous avions conclu à un même pouvoir vecteur et à un même comportement. L'extrapolation est peut-être hasardeuse, mais nous sommes tentés, en regardans les déterminations de Koumbia (1969) et de Koudougou (1970), de dire que l'espèce B est plus importante à Koudougou qu'à Koumbia et que la différence entre les deux catégories d'indices sporozoïtiques n'est pas apparue statistiquement, du fait de la plus faible proportion en espèce B du *A. gambiae* s.l. local.

Une remarque doit être faite au sujet de la détermination dans les habitations (tabl. 7). On constate un net excès en espèce B dans les déterminations basées sur les chromosomes larvaires. Elevant à Koudougou nos larves dans des conditions difficiles, il est possible que notre échantillonnage soit biaisé et que les larves de l'espèce B se soient mieux adaptées à nos conditions d'élevage que celles de l'espèce A. Les larves proviennent, rappelons-le, de femelles capturées gravides dans les habitations.

2. INTERRELATIONS PLASMODIUM - FILAIRES.

A. gambiae s.l. étant à la fois bon vecteur de paludisme et de filariose de Bancroft, on peut se demander s'il y a interférence entre les deux parasites et si la présence de l'un, favorisant chez l'insecte certains mécanismes de défense, ne détermine pas une raréfaction de l'autre.

Chez les *A. gambiae* s.l., gorgés, capturés dans les habitations, nous avons observé une infection double (1/1.302 - 0,077 %).

On peut s'attendre à avoir comme probabilité d'infection double le produit des probabilités d'infection sporozoïtique et d'infection filarienne.

p fil = 0,00998 (tabl. 6).

p spo = 0,0968 (tabl. 6).

p inf. double = 0,00998 × 0,0968 = 0,00096,

en pourcentage, I s.f. = 0,097 %.

Or l'indice réel d'infection double est de 0,077 %, compris au seuil de 95 % de probabilité entre les limites de confiance, 0,019 % et 0,428 %.

Il n'y a donc pas de différence significative entre les indices d'infection double escomptés et observés, et l'on peut admettre que l'évolution d'un parasite chez le vecteur n'empêche pas le développement de l'autre.

3. ETUDES EN LABORATOIRE.

Nous avons pratiqué en laboratoire, à Bobo-Dioulasso, sur des colonies d'insectarium, des infections expérimentales de paludisme et de filariose de Bancroft, pour essayer de déterminer si nos souches des espèces A et B possédaient des pouvoirs vecteurs intrinsèques différents.

Dans un premier temps, Brengues et Coz (1973) ont comparé la mortalité des souches Kano (B) et Pala (A). Ils ont observé, dans les conditions de l'expérimentation (60 à 80 % d'humidité relative, température moyenne de 25°C), que la souche de l'espèce B survivait moins bien que celle de l'espèce A et que l'infection par des filaires n'augmentait pas sensiblement la mortalité des souches. Les moustiques étaient nourris au début de leur vie sur filarien et témoins ; ils étaient ensuite entretenus sur sérum glucosé à 5 %.

Les auteurs observent que, pour une même microfilarémie du donneur humain et une même quantité de sang ingéré, l'espèce A et l'espèce B sont également réceptrices à la filariose de Bancroft ; la susceptibilité

d'*A. melas* à l'infection filarienne est sensiblement du même ordre. Brengues et Coz (*loc. cit.*) estiment, en conclusion, que l'espèce A possède une meilleure survie dans les conditions de l'expérimentation.

Parallèlement, Coz et Picq (à paraître) infectaient les mêmes souches d'*A. gambiae* A et B avec *P. falciparum* obtenus à partir de jeunes enfants de gamétocytémie connue ; ils observent également une meilleure survie de l'espèce A, mais ne peuvent conclure à une différence significative ($\chi_c^2 = 2{,}02$ pour 1 d.d.l.). Ils notent, par contre, un pouvoir intrinsèque de transmission plus élevé dans l'espèce A que dans l'espèce B ($\chi^2 = 16{,}29$ pour 8 d.d.l.).

Il faut cependant remarquer qu'il s'agit, dans ces expérimentations, de colonies isolées depuis plusieurs années et qu'il serait hasardeux d'extrapoler les résultats obtenus au laboratoire à la transmission du paludisme et de la filariose de Bancroft sur le terrain. Bien qu'entretenues sur animal, cobaye ou lapin, durant des années, ces souches se sont nourries sur l'homme et ont pris des repas de sang aussi importants que les F1 issues de femelles sauvages (Brengues et Coz, *ibid.*).

Dans la chambre de mise en observation qui reflétait un peu, tant au point de vue température qu'humidité, les conditions climatiques prévalant en saison des pluies en savane guinéenne et pratiquement toute l'année en forêt, il nous est apparu que la souche « Pala » d'*A. gambiae* A survivait mieux que la colonie de l'espèce B originaire de Kano. Bien que la différence des mortalités lors des infestations paludéennes ne soit pas statistiquement significative, on peut admettre sur le vu de l'expérimentation précédente que l'espèce B testée survit moins bien que l'espèce A.

CONCLUSION.

Si l'écologie permet de séparer en Afrique de l'Ouest dans le complexe *A. gambiae* - *A. melas* des espèces duçalquicoles A et B, ces dernières semblent présenter beaucoup de points communs et se différencier sur une question de degré plus que de nature. Il nous paraît qu'*A. gambiae* A est plus anthropophile et que l'espèce B se fait plus abondante au fur et à mesure que l'on se dirige vers le nord, c'est-à-dire vers les zones de savane sèche et de sahel. C'est dans ces régions que l'on rencontre les grandes tribus nomades d'éleveurs et les grands troupeaux de bœufs, moutons, chèvres et chameaux. *A. gambiae* B, mieux adapté à la sécheresse, rencontre autour des points d'eau autant de gîtes pour ses larves, une multitude d'animaux et quelques nomades vivant sous des abris précaires, tentes de peaux ou de paille, cases de paille, etc. Plus au sud, le bétail se fait plus rare et *A. gambiae* A dominant est plus attiré par l'homme. La sélection n'est jamais drastique, comme elle paraît l'être sur les hauts plateaux de Madagascar, où l'on voit *A. gambiae* B en présence d'une population humaine importante montrer une nette zoophilie ; nous pensons pouvoir expliquer ce phénomène par analogie avec les travaux de Gillies (1964) montrant que, à partir d'*A. gambiae* anthropophile, on peut, par sélection, isoler des populations à tendance zoophile et que cela ne prend que quelques générations. Les conditions écologiques jouent le même rôle de sélection. Dans les pays chauds et secs, où le bétail est abondant et facilement accessible, l'espèce B devient de plus en plus zoophile ; dans les pays forestiers, plus humides, où c'est l'homme qui est le plus aisément accessible, l'espèce A est anthropophile. Dans les zones intermédiaires, ces tendances sont plus nuancées, du fait, peut-être, de la possibilité d'échanges génétiques entre les espèces A et B qui peuvent remettre en cause, du moins en partie, l'intégrité de certains caractères, notamment les tendances trophiques de l'insecte.

Bibliographie

Barber (M. A.) and Olinger (M. T.), 1931. — Studies on malaria in Southern Nigeria. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **25**, 461.

Blacklock (D. B.) and Wilson (C.), 1941. — Notes on *Anopheles gambiae* and *A. gambiae* var. *melas* in Freetown and its vicinity. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **35**, 37.

Brengues (J.) et Coz (J.), 1973. — Réceptivité comparée à la filaire de Bancroft de trois espèces du complexe *Anopheles gambiae* Giles (1902) présentes en Afrique de l'Ouest. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Ent. méd.* (à paraître).

Bres (P.), Camicas (J.-L.), Cornet (M.), Robin (Y.) et Taufflieb (R.), 1969. — Considérations sur l'épidémiologie des arboviroses au Sénégal. *Bull. Soc. Path. exot.*, **62**, 253-259.

Burgess (R. W.), 1960. — Comparative susceptibility of *Anopheles gambiae* Theo. and *Anopheles melas* Giles to infection by *Plasmodium falciparum* in Liberia West Africa. *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, **9**, 652-655.

Burgess (R. W.), 1962. — Preliminary experiments on the hybridization of *Anopheles gambiae* Giles and *Anopheles melas* Theobald. *Am. J. trop. Med. Hyg.*, **11**, 702-704.

Chauvet (G.), 1969 *b*. — Etudes, en particulier, au moyen de radio-isotopes sur l'éthologie et la physiologie comparées des espèces A et B du complexe *Anopheles gambiae* dans une zone de sympatrie à Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. Parasit.*, **7**, 61-91.

Chauvet (G.), 1969. — Répartition et écologie du complexe *Anopheles gambiae* à Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. Parasit.*, **7**, 235-275.

COLUZZI (M.), 1968. — Cromosomi politenici delle cellule nutrici ovariche nel complesso *gambiae* del genere *Anopheles*. *Parassitologia*, **10**, 179-184.

COLUZZI (M.) et SABATINI (A.), 1967. — Cytogenetic observations on species A and B of the *Anopheles gambiae* complex. *Parassitologia*, **9**, 73-88.

COZ (J.), 1961. — Mission d'étude entomologique dans le sud-ouest de Madagascar. Rapport du Service général d'hygiène et de prophylaxie de Madagascar-Tananarive.

COZ (J.), 1973. — Contribution à l'étude du complexe *A. gambiae*. Répartition géographique et saisonnière en Afrique de l'Ouest. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.*, **11**, 3-31.

COZ (J.) et BRENGUES (J.), 1967. — Le complexe *Anopheles gambiae* et l'épidémiologie du paludisme et de la filariose de Bancroft en Afrique de l'Ouest. *Méd. Afr. noire*, **6**, 301-303.

COZ (J.), DAVIDSON (G.), CHAUVET (G.) et HAMON (J.), 1968. — La résistance des anophèles aux insecticides en Afrique tropicale et à Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.*, **6**, 207-210.

COZ (J.), GRUCHET (H.), CHAUVET (G.) et COZ (M.), 1961. — Estimation du taux de survie chez les anophèles. *Bull. Soc. Path. exot.*, **54**, 1353-1358.

COZ (J.) et HAMON (J.), 1963. — Importance pratique de la résistance aux insecticides en Afrique du Sud du Sahara pour l'éradication du paludisme dans ce continent. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.*, **1**, 27-37.

COZ (J.) et HAMON (J.), 1964. — Le complexe *Anopheles gambiae* en Afrique occidentale. *Riv. Malariol.*, **43**, 233-263.

COZ (J.), HAMON (J.), SALES (S.), EYRAUD (M.), BRENGUES (J.) et SUBRA (R.), 1966. — Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone de forêt humide dense, la région de Sassandra, République de Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.*, **7**, 13-42.

COZ (J.) et PICQ (J.-J.). 1972. — Etude en laboratoire de la réceptivité à *Laverania falcipara*, d'*A. gambiae* A et *A. gambiae* B (à paraître).

DAVIDSON (G.), 1962. — *Anopheles gambiae* complex. *Nature, London*, **196**, 907.

DAVIDSON (G.), 1964. — The five mating types in the *Anopheles gambiae* complex. *Riv. Malariol.*, **43**, 167-183.

DETINOVA (T.-S.), 1945. — Détermination de l'âge physiologique d'anophèles femelles, d'après les modifications du réseau trachéen des ovaires. *Méd. Parasit. Mosc.*, **14**, 45.

DETINOVA (T.-S.), 1962. — Méthodes à appliquer pour classer par groupes d'âge les diptères présentant une importance médicale. *Org. mond. Santé, séries de monographies*, n° 47, Genève, 1963.

GELFAND (H. M.), 1955 *a*. — Studies on the vectors of *Wuchereria bancrofti* in Liberia. *Am. J. trop. Med. Hyg.*, **4**, 52-60.

GELFAND (H. M.), 1955 *b*. — *Anopheles gambiae* Giles and *Anopheles melas* Theobald in a Coastal Area of Liberia, West Africa. *Trans. Roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **49**, 508-527.

GILLIES (M. T.), 1964. — Selection for host preference in *Anopheles gambiae*. *Nature*, **203**, 852-854.

HAMON (J.), COZ (J.), SALES (S.) et OUEDRAOGO (C.-S.), 1965. — Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone de steppe boisée, la région de Dori (République de Haute-Volta). *Bull. I.F.A.N.*, **17** (sér. A), 1115-1150.

HAMON (J.), DEDEWANOU (B.) et EYRAUD (M.), 1962. — Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone forestière africaine, la région de Man, République de Côte-d'Ivoire. *Bull. I.F.A.N.*, **24**, 854-879.

NELSON (G. S.), 1959. — The identification of infective filarial larvae in mosquitoes with a note on the species found in wild mosquitoes on the Kenya coast. *J. Helminthology*, **33**, 233-256.

RIBBANS (C. R.), 1944. — Differences between *Anopheles melas* and *Anopheles gambiae*. Salinity relations of larvae and maxillary palp banding of adult females. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **38**, 88-98.

ROBERTSON (J. D.), 1945. — Notes on the gametocyte threshold for infection of *Anopheles gambiae* Giles, 1902, and *Anopheles melas* Theobald, 1903, in West Africa. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **39**, 8.

SALAUN (J.-J.), RICKENBACH (A.), BRES (P.), GERMAIN (M.), EOUZAN (J.-P.) et FERRARA (L.), 1968. — Isolement au Cameroun de trois souches de virus Tataguine. *Bull. Soc. Path. exot.*, **61**, 557-564.

SERVICE (M. W.), 1970. — Identification of the *Anopheles gambiae* complex in Nigeria by larval and adult chromosomes. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **64**, 131-136.

THOMSON-MUIRHEAD (R. C.), 1948. — Studies on *Anopheles gambiae* and *A. melas* in an around Lagos. *Bull. ent. Res.*, **38**, 527-558.

WHITE (G. B.), 1970. — The use of cytogenetical methods for identification of *A. gambiae* complex mosquitoes in the study of African malaria vectors. Communication au 2e Congrès International de Parasitologie (Washington 1970).

WILLIAMS (M. C.), WOODDALL (J. P.), CORBET (P. S.) and GILLETT (J. D.), 1965. — O'Nyong Nyong fever : an epidemic virus disease in East Africa. VIII. Virus isolations from Anopheles mosquitoes. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, **59**, 300-306.

Les mécanismes d'isolement génétique dans le complexe *Anopheles gambiae* Giles (1)

J. COZ

Pharmacien-Chimiste des Armées,
Entomologiste médical de l'O.R.S.T.O.M.,
Mission O.R.S.T.O.M. auprès de l'O.C.C.G.E.
Bobo-Dioulasso (Haute-Volta).

RÉSUMÉ.

L'auteur discute quelques observations qui font penser à une certaine hybridation naturelle entre A. melas *et* A. gambiae *A d'une part,* A. gambiae *A et* A. gambiae *B d'autre part. L'hybridation est démontrée dans le second cas. La répartition géographique indique que l'espèce A se trouve seule en zone humide. L'auteur place des mélanges des espèces A et B dans des conditions d'humidité différentes, et il obtient, quand l'humidité relative est élevée, l'isolement de l'espèce A ; il n'obtient l'isolement de l'espèce B qu'en humidité faible. L'isolement se produit vraisemblablement à partir des hybrides par des mécanismes de croisements en retour. Lors des croisements A-B, la sex-ratio est normale.*

SUMMARY.

The author discusses some observations which seem to show a certain degree of natural hybridization between A. melas *and* A. gambiae *A on the one hand,* A. gambiae *A and* A. gambiae *B on the other hand. The geographical distribution show that species A is found alone in wet countries. The author sets mixtures of species A and B in different conditions of humidity and he gets, when humidity is high, isolation of species A ; he only obtains isolation of species B when humidity is low. Isolation probably takes place form hybrids through backcross mechanisms. When species A and B are crossed, sex-ratio is normal.*

1. INTRODUCTION.

Le complexe *A. gambiae* est constitué, en l'état actuel de nos connaissances, par cinq espèces « jumelles », *A. gambiae* A, *A. gambiae* B, *A. gambiae* C, *A. melas* Theobald et *A. merus* Dönitz. Cette expression « espèces jumelles » a été proposée par CUENOT (1936) pour représenter le « GESHWISTER-ARTEN » de RAMME (1930). Plus récemment, elle a été traduite en anglais (MAYR, 1942), sous les termes de « sibling species ». Les espèces jumelles sont des groupes d'espèces isolés au point de vue reproductif, mais de morphologie identique ou presque. Fondamentalement, les espèces jumelles ne diffèrent pas des espèces vraies ; comme ces dernières, ce sont des populations mendéliennes qui, théoriquement, ne se croisent pas et n'échangent pas de gènes. Le processus de spéciation, qui donne naissance à plusieurs espèces, à partir d'une seule, s'explique tout d'abord par une différenciation en races ; ces races, pour diverses raisons, géographiques, entre autres, vont s'isoler de plus en plus et donner naissance à des populations qui n'auront plus entre elles d'échanges génétiques : ce sont les espèces (DOBZHANSKY et BOESIGER, 1968). A la limite, deux espèces ne peuvent plus se croiser.

Les mécanismes d'isolement spécifique peuvent être précopulatoires et avoir trait essentiellement à un empêchement de rencontre : ce sont les empêchements mécaniques relatifs à la structure des genitalia, les isolements géographiques, saisonniers, éthologiques, etc. ; les mécanismes d'isolement peuvent être postcopulatoires et se traduire par la mort du gamète, du zygote, la production d'une F1 hybride stérile ou de viabilité réduite et, enfin, la naissance d'une F1 partiellement stérile, ce qui se produit dans le complexe *A. gambiae*.

(1) Cet article fait partie d'une Thèse de Doctorat ès Sciences, effectuée sous la direction du Pr BERGERARD, thèse soutenue à la Faculté des Sciences d'Orsay.

Le complexe *A. gambiae* est constitué par cinq espèces qu'il est très difficile de séparer morphologiquement, particulièrement les espèces dulçaquicoles A et B ; pour ces espèces, il n'y a pas de caractère macroscopique qui permette de les séparer et on doit avoir recours à des techniques plus fines, comme la cytomorphologie.

Pour DOBZHANSKY et SPASSKY (1959), on assiste chez certaines espèces jumelles à la naissance de nouvelles entités spécifiques ; ce sont des « clusters of species in *statu nascendi* ». Ces auteurs citent le cas du complexe *Drosophila paulistorum*, constitué de cinq espèces jumelles : *D. paulistorum*, *D. willistoni*, *D. equinoctialis*, *D. tropicalis* et *D. insularis*. Leur morphologie externe ne permet pas de séparer ces espèces ; tout au plus note-t-on de légères différences dans les genitalia des mâles. L'examen des chromosomes permet toutefois de les séparer. Pour MAYR (1963), les espèces jumelles ne sont pas des espèces *in statu nascendi*, elles montrent des différences génétiques comme les autres espèces, tout au plus sont-elles moins accentuées.

Quoi qu'il en soit, que les espèces jumelles soient des populations mendéliennes en voie de spéciation ou qu'elles représentent un cas limite d'isolement spécifique, à l'extrémité d'un large spectre, l'étude des mécanismes, qui les maintiennent séparés, participe à la connaissance de la nature de l'espèce. C'est, en effet, en étudiant les mécanismes qui maintiennent séparées des espèces très proches que nous comprendrons mieux les processus de spéciation.

L'étude que nous avons entreprise avait pour but, après avoir dressé la carte de répartition géographique pour trois espèces du complexe *A. gambiae* présentes en Afrique de l'Ouest et comparé certains aspects de leur biologie (COZ, 1973 *a* et *b*), d'étudier les mécanismes d'isolement spécifiques. Nous avons recherché les passages éventuels de gènes d'un « pool » génétique à un autre, puis étudié, en relation avec la distribution géographique, l'influence de certains facteurs climatiques sur l'isolement spécifique.

2. HYBRIDATION DANS LA NATURE.

2.1. *Hybridation :* A. melas × A. gambiae.

La présence d'individus présentant des caractères morphologiques intermédiaires entre deux espèces peut s'expliquer de deux façons, par une hybridation entre les deux espèces qui fait apparaître des phénotypes intermédiaires ou par extériorisation du fait des conditions écologiques de caractères identiques (phénomènes de convergence). Pour DOBZHANSKY (1951), l'existence de populations d'une espèce A présentant certaines caractéristiques d'une espèce B, dans des régions où ces deux espèces sont sympatriques, peut être occasionnée par une sélection parallèle d'allèles géniques dans un même milieu ou par une introgression.

Dans la région de Sassandra, en Côte d'Ivoire, nous avons trouvé, outre *A. melas* et *A. gambiae* A typiques, des individus présentant des caractères intermédiaires. Rappelons que les caractères distinctifs, entre ces deux espèces, sont la largeur de la plaque dorsale des œufs et le peigne du VIII[e] segment abdominal chez la larve (RIBBANS, 1944 *a* ; THOMPSON-MUIRHEAD, 1945). La précision de ces caractères n'est pas totale, puisque, à partir de cinq femelles déterminées *A. melas*, à la largeur de leurs œufs, nous avons obtenu 139 larves du type *A. gambiae*, 13 larves du type *A. melas* et 4 larves intermédiaires (COZ et HAMON, 1964). Rappelons que les dents du peigne du VIII[e] segment abdominal d'*A. melas* sont fines, égales ou subégales et qu'elles sont très finement spiculées ; par contre, les dents du peigne d'*A. gambiae* sont épaisses, de taille différente, les plus petites étant fortement spiculées.

Les croisements interspécifiques, entre les espèces A et B, d'une part, et *A. melas*, d'autre part, n'ont pas été mis en évidence dans la nature de façon nette, comme ils l'ont été pour les espèces A et B.

L'étude des caractères du peigne et la présence d'individus intermédiaires pourrait indiquer une certaine tendance à l'hybridation. Cette hybridation serait suivie par des croisements en retour sur les espèces parentales, protégeant l'intégrité des espèces.

Le croisement d'*A. melas* et d'*A. gambiae* a été effectué en laboratoire (2) :

mâles de *A. melas* × femelles de *A. gambiae* B

mâles de *A. gambiae* B × femelles de *A. melas*

Les larves des hybrides obtenus dans les deux séries de croisement se rapprochaient très nettement du type *A. gambiae*, mais il y avait dans les deux croisements, principalement dans celui des mâles d'*A. melas* par les femelles d'*A. gambiae*, des larves intermédiaires finement spiculées, comme chez *A. melas*. Ces larves ressemblaient aux larves « intermédiaires » trouvées dans la région de Sassandra (COZ *et al.*, 1966).

Des observations analogues avaient déjà été faites : MARCHAL (1959) avait observé de nombreuses formes intermédiaires entre *A. melas* et *A. gambiae*. Il citait en communication personnelle les travaux de Fox (3) :

« I have twice attempted hybridizing in my laboratory and in each experiment I found the F1 of *melas-gambiae* and *gambiae-melas* crosses were fully fertile and that the F1 and F2 eggs were intermediate in type,

(2) Croisements effectués à notre demande par G. DAVIDSON, Londres.

(3) Lettre du 10 mars 1957.

like the ones I sometimes found in nature. During the second experiment I studied also the pectens and found that these, too, were intermediate in type in the F1 and F2. » La fertilité dans les croisements semble indiquer qu'ils n'ont pas été effectués entre *A. melas* et *A. gambiae,* mais vraisemblablement entre deux souches de la même espèce, *A. melas* ou *A. gambiae.* Les œufs sont normalement de type maternel et l'apparition à la F1 de formes intermédiaires indique, à notre avis, que le caractère de détermination n'est pas très précis. A Bobo-Dioulasso (Davidson *et al.,* 1970), nous avons procédé au croisement de mâles d'*A. gambiae* B, originaires de Kano, avec des femelles d'*A. melas* et nous avons obtenu des F1 aux sex-ratio fortement perturbées, puisque constituées presque exclusivement de mâles ; les quelques femelles hybrides obtenues pondaient des œufs de type *A. melas,* ce qui nous a permis ultérieurement de les reconnaître. Les souches utilisées correspondaient, il est vrai, à des types *A. gambiae* et *A. melas* bien définis, provenant de régions très éloignées l'une de l'autre. Dans les zones de sympatrie, sur le cordon littoral ouest-africain, nous pensons que l'on ne trouve pas toujours de caractères de distinction aussi nets.

L'étude de la résistance aux insecticides, et plus particulièrement aux cyclodiènes et au gammexane, nous incite à rejeter l'hypothèse d'une hybridation importante ; alors qu'*A. gambiae* A et *A. gambiae* B sont résistants a la dieldrine et au gammexane, *A. melas* y paraît normalement sensible, du moins en l'état actuel de nos connaissances (Coz *et al.,* 1968).

L'halophilie d'*A. melas* constitue vraisemblablement un facteur important d'isolement spécifique. Les larves de cet anophèle sont capables de supporter des concentrations en sel létales pour *A. gambiae* s.l. Ce caractère de tolérance au sel, à l'origine d'une méthode de détermination (Ribbans, 1944 *b*), permet de séparer *A. gambiae* s.l. de *A. melas.* La biologie comparée de ces deux espèces (Coz, 1973 *b*) semble indiquer qu'*A. melas* est plus agreste qu'*A. gambiae,* et il est vraisemblable que les facteurs qui déterminent la formation d'essaims nuptiaux sont très mal connus, du fait du noctambulisme de ces insectes. En cage, où il n'est pas difficile d'obtenir la plupart des croisements interspécifiques, il semble que la compétition entre mâles d'espèces différentes soit la règle (Goma, 1963) et que même les hybrides mâles stériles sont aussi actifs vis-à-vis de femelles d'espèces différentes que les mâles appartenant à la même espèce.

C'est en se basant sur cette constatation que nous avons procédé à un essai de lutte biologique par lâcher de mâles stériles (Davidson *et al.,* 1970). Cette expérimentation était originale, dans ce sens qu'elle utilisait des mâles stériles, obtenus par des croisements interspécifiques (mâles de l'espèce B × femelles de *A. melas*). Ces mâles ont été lâchés dans un petit village, à proximité de Bobo-Dioulasso, et placés en compétition avec des mâles de l'espèce A. L'espèce B a été utilisée pour la production d'hybrides stériles de préférence à l'espèce A, car dans le croisement de cette dernière avec *A. melas,* la « sex-ratio » est beaucoup moins perturbée et l'on obtient la production d'un assez fort pourcentage de femelles. Nous aurions peut-être obtenu de meilleurs résultats avec des hybrides *A. gambiae* A × *A. melas.* La recherche et la capture des mâles dans les maisons du village et différents pièges pour contrôler leur survie ont montré que 75 % d'entre eux étaient stériles, ce qui représente le rapport de trois mâles stériles pour un mâle de l'espèce A.

L'action des mâles stériles hybrides, trois fois plus nombreux que les mâles normaux, paraît avoir été très peu importante ; seules 6 % des femelles ont donné des pontes sans éclosion, encore que parmi elles on ait retrouvé un certain nombre de femelles hybrides, dont nous pouvions reconnaître les œufs, du type *A. melas,* et que dans les villages témoins on ait observé 1,35 % des pontes sans éclosion.

A partir de ce travail, nous avons estimé que les mâles hybrides (*A. melas* × *A. gambiae* B) ne soutenaient pas la concurrence sexuelle avec les mâles de l'espèce A. De nombreux essais en laboratoire (Davidson, 1964 ; Davidson, 1969) avaient montré la compétitivité en cage des mâles stériles hybrides. Cette concurrence sexuelle, peut-être sous la dépendance de conditions artificielles comme le volume des cages, n'apparaît plus quand les expérimentations se font de la nature. Il est évident que dans la nature l'accouplement est conditionné par plusieurs facteurs, et, en premier lieu, par la rencontre. Bien qu'au départ le rapport soit de trois mâles stériles pour un fertile, il est très vraisemblable qu'il est très modifié à la formation de l'essaim. Les femelles qui y pénètrent rencontrent beaucoup plus de mâles de leur propre espèce que d'hybrides.

Les croisements *A. melas* × *A. gambiae* B ont produit un certain nombre de femelles, variant de 0 à 25 % du total de la progéniture. Certaines de ces femelles, reconnaissables à la forme de leurs œufs du type *melas,* furent capturées, mais elles n'étaient pas inséminées. Il n'y eut donc pas accouplement de ces femelles avec les mâles de l'espèce A.

2.2. *Hybridation :* A. gambiae *A* × A. gambiae *B.*

C'est la présence ou l'apparition de mécanismes d'isolement reproductif entre les espèces qui constitue la cause première de spéciation. La rigidité de l'isolement reproductif varie d'un genre à l'autre et d'une espèce à l'autre. Dans le règne végétal, les phénomènes d'introgression ou d'hybridation introgressive sont fréquents. Un excellent exemple est celui, donné par Riley (1938) (*in* Dobzhansky, 1951), des populations d'*Iris fulva* et d'*I. hexagona* var. *giganteocaerulea.* Elles sont isolées écologiquement, l'une préférant les sols argileux légère-

ment ombragés, l'autre les marécages subissant plus ou moins les effets de la marée. La destruction des forêts et le drainage des marais ont considérablement modifié les conditions écologiques et ont eu pour conséquence l'apparition d'hybrides. Les hybrides appartenant à la F1 sont partiellement stériles ; pourtant, par des croisements en retour, sur les souches parentales, qui se produisent naturellement, on obtient des populations d'*Iris hexagona* fertiles, porteuses de gènes provenant d'*Iris fulva*.

Les intercroisements et les échanges de gènes entre les espèces du complexe *A. gambiae* sont limités par certains facteurs, entre autres, l'isolement écologique, l'isolement géographique et la stérilité des hybrides mâles. L'isolement écologique a très vraisemblablement constitué le mécanisme d'isolement reproductif qui a séparé les espèces halophiles *A. melas* et *A. merus* des espèces d'eau douce, A, B, C, du complexe *A. gambiae*. C'est l'isolement géographique qui, sans doute, est à l'origine de la séparation des espèces A et B. La première est une espèce de région humide, la seconde est essentiellement de région sèche (Coz, 1973 *a*). Les espèces A et B sont apparues dans des régions différentes, mais des changements sont intervenus : la forêt, zone d'*A. gambiae* A, du fait de l'homme, feux de brousse traditionnels, abattage des bois d'exploitation, s'est savanisée petit à petit. Dans ces nouveaux biotopes, on trouve sympatriquement les espèces A et B. Il apparaît que les espèces A et B se maintiennent dans les mêmes zones, que leurs modes de vie ne sont pas tellement différents (Coz, 1973 *b* ; Service, 1970 ; White, 1970) et qu'il existe une certaine hybridation cependant peu fréquente. Les espèces A et B, vivant dans la savane ouest-africaine, sont indifférenciables, du moins sur leur morphologie externe (Coz, 1973 *a*). Pour les séparer, il faut avoir recours à l'examen des chromosomes polytènes des glandes salivaires des larves (Coluzzi et Sabatini, 1967) ou des cellules nourricières des follicules ovariens (Coluzzi, 1968).

Cette similitude d'aspect extérieur, à laquelle s'ajoute une analogie de comportement, peut s'expliquer par une convergence sélective due au milieu ou par une certaine introgression. Cette dernière hypothèse est difficilement admise dans le règne animal, où les exemples, à notre connaissance, sont peu nombreux.

Dans un village, où l'on trouve conjointement les espèces A et B, Coz et Hamon (1964) ont observé des mâles stériles dans les descendances de femelles sauvages. Ces auteurs ont pensé pouvoir rapporter la stérilité de ces mâles à des phénomènes d'hybridation et estimé à un peu plus de 9 % les croisements interspécifiques. En fait, ces observations, effectuées en juillet-août 1963 à Koumbia (Haute-Volta), n'ont pu être renouvelées, et nous pensons actuellement que le taux d'hybridation doit être bien plus faible. Ramsdale et Leport (1967) trouvaient, en juillet-août 1965, une femelle donnant une F1 mâle stérile sur 83 examinées. C'est en Afrique de l'Ouest également, en Nigeria, que cette observation a été faite. Pour les auteurs précédents, l'explication la plus satisfaisante de la stérilité des mâles se trouvait dans des accouplements interspécifiques. La relation de cause à effet n'était cependant pas établie. White (1970) apporte la preuve de l'hybridation naturelle en observant des chromosomes polytènes de cellules nourricières ovariennes d'une femelle sauvage et en montrant l'existence, sur la même préparation, des chromosomes sexuels de l'espèce A et de l'espèce B. La photographie présentée par White (*loc. cit.*) est peut-être celle d'un hybride vrai ou d'un croisement en retour, mais ceci est secondaire. Ce qui est important, c'est la démonstration de l'hybridation naturelle et le passage possible de gènes du « pool » génétique d'une espèce animale à celui d'une autre.

3. ETUDES EN LABORATOIRE.

3.1. *Les croisements en retour.*

L'isolement d'espèces jumelles peut n'être que géographique, comme c'est le cas pour certains crapauds américains : *Bufo americanus, B. fowleri, B. woodhousii* et *B. terrestris ;* il s'agit alors d'espèces allopatriques, dans le sens donné par Mayr (1963). L'isolement peut être sexuel, avec des degrés : le croisement peut être stérile, ne produire que des hybrides stériles ou ne donner de la stérilité que dans un sexe ; c'est alors le sexe hétérogamétique qui est stérile, conformément à la règle de Haldane (1922).

La stérilité, que l'on observe chez les mâles issus du croisement entre l'espèce A et l'espèce B, est vraisemblablement chromosomique (Mason, 1964). Chez les hybrides, le degré d'appariement des chromosomes dépend des souches utilisées comme progéniteurs ; ainsi, dans certains cas, l'examen des chromosomes polytènes montre les hétérosomes A et B complètement séparés ; dans d'autres, ils peuvent présenter plusieurs zones de synapsie. L'asynapsie peut également porter sur les autosomes.

Certains croisements produisent des hybrides aux testicules complètement atrophiés, mais la stérilité peut occasionnellement être moins évidente, et l'on trouve des testicules de taille normale avec des spermatozoïdes anormaux (Coz, 1973 *a*).

La stérilité qui se produit, lors de croisements interspécifiques, fait partie de ces mécanismes d'isolement de l'espèce décrite par Dobzhansky (1951) et Mayr (1963), qui les classe parmi les mécanismes postcopulatoires. Pour les espèces A et B, objets de notre étude, si les mâles sont stériles, les femelles sont fertiles, et il ne nous est pas apparu qu'elles le fussent beaucoup moins

que les femelles normales. Ces femelles hybrides fertiles peuvent être croisées en retour avec des souches parentales. Un tel croisement donne naissance à une progéniture composée de femelles fertiles et de mâles dont quelques-uns sont fertiles, d'autres stériles.

DAVIDSON et JACKSON (1962) croisent : mâles de l'espèce A (Diggi) × femelles de l'espèce B (Pare).

Ils effectuent ensuite des croisements en retour des femelles hybrides avec des mâles de l'espèce A (Diggi). Les résultats obtenus donnent 100 % de stérilité pour les mâles de la F1, 52 % pour le premier croisement en retour (C1), 23 % au C2, 12 % au C3, 6 % au C4. De ces pourcentages, les auteurs précités pensent pouvoir conclure que la stérilité est sous la dépendance d'un seul gène. En fait, les proportions de mâles stériles semblent varier d'une série de croisements en retour à un autre, et nous n'avons, quant à nous, jamais obtenu les valeurs données par DAVIDSON et JACKSON (*loc. cit.*).

Le croisement des femelles de l'espèce B, originaires de Bambey et Thies (Sénégal), avec des mâles de l'espèce A, provenant de Pala (Haute-Volta), nous a donné les résultats présentés au tableau 1.

TABLEAU 1

Etude de croisements en retour d'Hybrides avec des mâles de l'espèce A

Nature du croisement	Femelles de Thiès B mâles de Pala A		Femelles de Bambey B mâles de Pala A	
F_1	10 mâles stériles	14 femelles	52 mâles stériles	57 femelles
C_1	142 mâles 127 disséqués 29 fertiles (22,8 %) 98 stériles (77,2 %)	121 femelles	67 mâles 65 disséqués 25 fertiles (38,5 %) 40 stériles (61,5 %)	68 femelles
C_2	21 mâles 21 disséqués 21 fertiles (100 %)	femelles non comptées	30 mâles 28 disséqués 26 fertiles (92,9 %) 2 stériles (7,1 %)	31 femelles
C_3	7 mâles 7 disséqués 7 fertiles	femelles non comptées	122 mâles 115 disséqués 114 fertiles (99,1 %) 1 stérile (0,9 %)	100 femelles
C_4			46 mâles 46 disséqués 46 fertiles (100 %)	58 femelles

Au deuxième croisement en retour (C2), tous les mâles obtenus dans la série Thies-Pala sont fertiles ; pour Bambey-Pala, les résultats sont sensiblement identiques, puisque, au deuxième croisement en retour, 93 % des mâles sont fertiles. Ces chiffres, assez éloignés de ceux donnés par DAVIDSON et JACKSON (*loc. cit.*), indiquent à notre avis que les souches de ces deux espèces sont plus ou moins séparées génétiquement suivant leur origine géographique.

L'expérimentation, figurée au tableau 2, décrit les croisements en retour effectués, à partir d'une colonie hybride Paka 1, avec l'espèce B. Cette colonie Paka 1 provient de l'élevage, dans une même cage, de mâles et de femelles de l'espèce A, originaires de Pala (Haute-Volta), et de mâles et de femelles de l'espèce B, originaires de Kano (Nigeria). Cette colonie Paka 1 était maintenue à Bobo-Dioulasso, dans une « pièce sèche » de l'insectarium. La température et l'humidité n'y étaient

TABLEAU 2

Etude de croisements en retour de polyhybrides Paka 1 avec l'espèce B (Kano) et l'espèce A (Pala)

Nature du croisement	Femelles de Paka 1 × mâles de Kano (B) (fin août 1969)	Femelles de Paka 1 × mâles de Pala (A) (fin août 1969)
C_1	Mâles-fertiles 32 (58,2 %) stériles 23 (41,8 %) (11 septembre 1969)	Mâles-fertiles 6 (14,3 % stériles 36 (85,7 %) (11 septembre 1969)
C_2	Mâles-fertiles 14 (35 %) stériles 26 (65 %) (28 septembre 1969)	Mâles-fertiles 8 stériles 7 (28 septembre 1969)
C_3	Mâles-fertiles 61 (95,3 %) stériles 3 (4,7 %) (15 octobre 1969)	Mâles-fertiles 7 stériles 3 (15 octobre 1969)
C_4	Mâles-fertiles 37 (100 %) stériles 0	colonie perdue
C_5	Mâles-fertiles 28 (100 %) stériles 0	

TABLEAU 3

1re Etude de l'évolution de la stérilité chez les mâles lors d'un croisement A-B : Paka (Pala × Kano)

Date de dissection des mâles	Paka 1 chambre « sèche »				Paka 2 chambre « humide »			
	Fertiles		Stériles		Fertiles		Stériles	
	N	%	N	%	N	%	N	%
16 juil. 69	6		4		5		3	
1er août	9		9		9	45	11	55
11 août	8	18,6	35	81,4	6	16,2	31	83,8
21 août					7	18,9	30	81,1
3 sept.	8		10		7	17,9	32	82,1
23 sept.	5		12					
15 oct.	31	60,8	20	39,2	9	42,9	12	57,1
13 nov.	8		9		8		9	
24 nov.	16		1					
28 nov.					9	40,9	13	59,1
26 déc.	8		11		10	50	10	50
12/13 jan. 70 .	9		7		9	40,9	13	59,1
2 fév.	16		2		10		7	
23 fév.	6		5		21	80,8	5	19,2
17 mars	19	86,4	3	13,6	22	95,7	1	4,3
31 mars	17	77,3	5	22,7	16		1	
14 avril	16	72,7	6	27,3	20	95,2	1	4,8
13 juillet	19	90,5	2	9,5	20	95,2	1	4,8

Avant la division en Paka 1 et 2 la colonie Paka présentait le 24 juin 1969 41,3 % de mâles fertiles et 58,7 % de stériles.

pas modifiées et dépendaient des conditions atmosphériques extérieures.

Les croisements en retour (tabl. 2) indiquent qu'il faut effectuer trois croisements en retour pour obtenir l'élimination de la stérilité (4) et la production d'une progéniture entièrement fertile. La colonie Paka 1, composée à l'origine d'un mélange des espèces A et B, contient certainement, au moment des croisements en retour, une certaine proportion d'hybrides. Ces croisements en retour sont effectués à la fin du mois d'août 1969 (tabl. 2). A la même époque, la colonie Paka 1 (tabl. 3) contient un peu plus de 80 % de mâles stériles. Si seuls intervenaient les mâles et les femelles des espèces pures, on pourrait s'attendre, aux premiers croisements en retour C1 avec les espèces A et B, à trouver des pourcentages complémentaires de stérilité. Ce qui se passe sensiblement pour Torodi (3, 2, 3, 1) en novembre 1968. En fait, les femelles de Paka 1 donnent 42 % de stérilité lors du croisement avec l'espèce B et 86 % avec l'espèce A. On peut donc admettre que les femelles hybrides interviennent lors de ces croisements en retour et que la colonie de Paka 1 est plus proche de l'espèce B que de l'espèce A.

Ces différentes études montrent que les espèces A et B ne sont pas tellement éloignées l'une de l'autre. Avec deux ou trois croisements en retour, il est possible, à partir d'un hybride, de régénérer « l'espèce pure ». Etant donné la complexité génique des insectes, nous estimons pouvoir admettre que dans cette « espèce pure » persistent de nombreux gènes provenant de l'autre espèce.

3.2. *Hybridation introgressive au laboratoire.*

3.2.1. Colonie originaire de Djibo (Haute-Volta).

Les essais d'établissement et de maintien de colonies des espèces A et B, à partir d'imagos capturés dans la nature, nous avaient amené à faire quelques remarques, en liaison avec les observations effectuées sur le terrain lors de l'étude chorologique du complexe *A. gambiae* (Coz et Hamon, 1964 ; Coz, 1973 *a*). Nous avons pu noter que l'espèce A se trouvait seule dans les zones de forêt, à haute humidité relative et à forte pluviométrie. Dans les zones à pluviométrie moyenne et basse, on trouvait sympatriquement les espèces A et B, l'importance de la seconde augmentant au fur et à mesure que l'on se dirigeait vers les régions sèches. Dans certaines localités, nous avons capturé simultanément les espèces A et B. Après détermination, nous avons établi des colonies qui étaient maintenues en insectarium non conditionné et subissaient donc, bien qu'atténuées, les variations atmosphériques extérieures. D'un mélange des espèces A et B, originaires de Djibo, au nord de la Haute-Volta, récolté en juin 1965, on ne trouvait plus, en décembre 1965, que de l'espèce A. Rappelons que la saison des pluies commence en juillet et finit en septembre (Coz, 1973 *a*).

Observation n° 1

— *Août 1965 :*

mâles A (Pala)	×	femelles inconnues (Djibo)
34 mâles	↓	55 femelles
28 fertiles		
6 stériles		

Conclusion : mélange de femelles A et B.

— *Décembre 1965 :*

mâles A (Pala)	×	femelles (Djibo)
18 mâles	↓	27 femelles
18 fertiles		
femelles de A	×	mâles (Djibo)
55 mâles	↓	34 femelles
55 fertiles		

Conclusion : il ne reste plus dans la colonie « Djibo » que de l'espèce A.

Observation n° 2

— *Novembre 1965 :*

femelles A (Pala)	×	mâles inconnus (Niamey)
29 mâles	↓	47 femelles
26 fertiles		
3 stériles		

Conclusion : mélange de mâles A et B.

— *Février 1966 :*

mâles A (Pala)	×	femelles (Niamey)
156 mâles	↓	238 femelles
85 stériles		
0 fertile (5)		

Conclusion : il ne reste plus que de l'espèce B dans la colonie Niamey.

(4) La stérilité est appréciée par l'absence complète de spermatozoïdes normaux (Coz, 1973 *a*).

(5) Le total, stériles plus fertiles, correspond au nombre de mâles disséqués et lisibles.

3.2.2. Colonie originaire de Niamey.

L'observation n° 2 porte sur le maintien en insectarium, pendant la saison sèche, d'un mélange des espèces A et B, originaire de Niamey (Niger). Lors de la première étude, en novembre 1965, la présence de l'espèce A était certaine. Au bout de quatre mois de saison sèche et relativement fraîche, l'espèce B avait complètement éliminé l'espèce A.

3.2.3. Etudes prolongées sur des colonies maintenues en insectarium.

3.2.3.1. *Etude sur la colonie de Torodi (Haute-Volta).*

Nos connaissances sur la répartition géographique et les dernières observations en laboratoire nous ont amené à étudier expérimentalement l'action de l'humidité et de la sécheresse, qui nous semblaient être des facteurs importants de sélection. L'insectarium du laboratoire d'entomologie du Centre Muraz (O.C.C.G.E.) consiste en une bâtisse de plusieurs petites pièces construites bout à bout, à même le sol. Les salles, dans lesquelles étaient élevés les anophèles, n'étaient pas contrôlées thermiquement, et nous maintenions une humidité élevée en versant de l'eau sur le sol. Des mélanges à parties égales des espèces A et B furent placés en cage, d'une part dans une « pièce humide » (avec de l'eau sur le sol), d'autre part dans une « pièce sèche » dont les variations hygrométriques étaient sous la dépendance des conditions atmosphériques extérieures (6).

La première étude a porté sur un mélange d'espèces A et B, originaire de Torodi, localité située à proximité de Dori, au nord de la Haute-Volta.

En octobre 1968, des *A. gambiae* inconnus rapportés de Dori étaient mis à pondre globalement à Bobo-Dioulasso, et la F1 était déterminée par croisement avec l'espèce A (Pala) et l'espèce B (Kano). Les croisements de référence effectués en novembre 1968 avec la F1 donnaient les résultats suivants :

femelle de A (Pala)	×	mâles (Torodi)
41 mâles	↓	54 femelles
11 fertiles		
16 stériles	—	
femelles de B (Kano)	×	mâles (Torodi)
37 mâles	↓	43 femelles
13 fertiles		
21 stériles	—	

(6) Rappelons quelques conditions de l'élevage : les imagos, des différentes colonies, sont maintenus (Coz, 1973 *a*) dans des cages de 30 × 30. Les femelles sont gorgées sur lapin, deux fois par semaine ; les larves des espèces A-B et des hybrides sont élevées dans les mêmes conditions. Nous avons cherché à maintenir dans chaque cage un minimum de 500 adultes des deux sexes et avons constamment eu pour chaque colonie plusieurs centaines de larves.

Les *A. gambiae* de Torodi étaient maintenus en élevage. L'hybridation était mise en évidence, dans la colonie, par l'étude cytogénétique des larves de la F2. A plusieurs reprises, nous avons pu observer, sur le même jeu de chromosomes, la présence de deux hétérosomes : celui de l'espèce A et celui de l'espèce B. La présence simultanée de deux chromosomes sexuels appartenant à des espèces différentes constitue une preuve formelle d'hybridation interspécifique.

Le mélange, constitué d'hybrides et vraisemblablement d'espèces A et B, était divisé en deux parties : la première, sous le nom de Torodi 1, était placée dans la chambre à humidité relative basse (30-40 %) ; la seconde, Torodi 2, était mise dans la pièce à humidité relative élevée (80-90 %). La séparation de deux colonies a eu lieu en décembre 1968. Cette époque de l'année correspond à la saison sèche qui se poursuit jusqu'au mois de mai.

A la fin du mois de mai 1969, trois mâles de Torodi 2 ont été disséqués et trouvés fertiles. Nous avons procédé alors à des croisements de contrôle avec des souches de référence :

mâles de A (Pala)	×	femelles de Torodi 2 (27 mai 1969)
85 mâles	↓	78 femelles
72 fertiles		
0 stérile	—	
femelles de l'espèce B	×	mâles de Torodi 2 (14 juin 1969)
33 mâles	↓	21 femelles
13 stériles		
0 fertile	—	

La colonie de Torodi 2 ne contenait plus que de l'espèce A, l'espèce B ayant été éliminée.

Parallèlement, le 7 juin, nous avons effectué des croisements de Torodi 1 avec les souches de référence A et B :

mâles de A (Pala)	×	femelles de Torodi 1
66 mâles	↓	56 femelles
55 stériles		
10 fertiles	—	
mâles de l'espèce B (Kano)	×	femelles de Torodi 1
124 mâles	↓	180 femelles
120 stériles		
2 fertiles	—	

Dans la cage de Torodi 1, il est vraisemblable que l'on ne se trouve pas devant une espèce pure, mais un mélange d'hybrides et peut-être d'espèces pures. Au

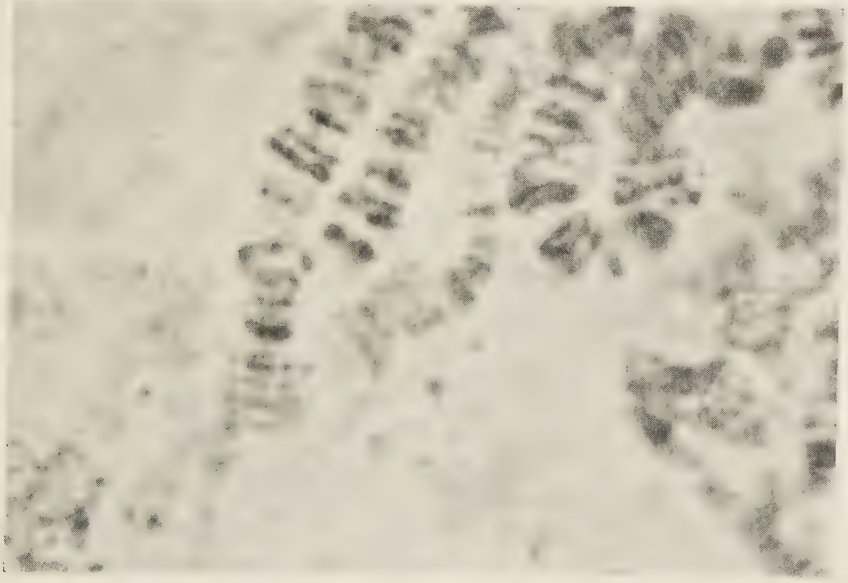


FIG. 1 et 2. — Chromosomes de cellule nourricière des ovaires d'une femelle de Torodi 1 Type A

bout de 7 à 8 mois de captivité, à raison de deux générations en moyenne par mois, il ne doit rester que très peu de génotypes A et B ancestraux.

L'homogénéité de la colonie Torodi 1 était alors évaluée par examen de la fertilité de ses mâles : 35 mâles disséqués paraissaient fertiles, les testicules contenant des spermatozoïdes mûrs.

Deux hypothèses peuvent être présentées : tous les mâles sont effectivement fertiles, et nous avons une population d'anophèles intermédiaires entre les espèces A et B. Certains mâles sont stériles et le nombre de nos dissections n'est pas suffisant.

L'examen cytomorphologique de certains chromosomes polytènes des cellules nourricières ovariennes nous a donné les caractéristiques de l'espèce A (cliché).

Au mois de juillet, un mois plus tard, nous avons procédé à de nouveaux croisements :

femelles de A (Pala) × mâles de Torodi 1
59 mâles fertiles
9 mâles stériles

mâles de A (Pala) × femelles de Torodi 1
4 mâles fertiles
2 mâles stériles

Estimant que la dissection des mâles ne nous permettait pas suffisamment d'apprécier leur stérilité ou leur fertilité, nous avons évalué leur activité sexuelle par un biais : le pourcentage d'éclosion. Pour 2.866 œufs issus du croisement : femelles de A, mâles de Torodi 1, nous avons obtenu, le 3 juillet 1969, 2.569 éclosions (89,64 %) ; un témoin, effectué avec une souche A de référence, la souche Bobo, donnait, pour 541 œufs, 390 éclosions (72,09 %). Le pourcentage d'éclosion chez le témoin étant plus faible, il ne nous est pas possible de tirer des conclusions sur la fertilité des mâles de Torodi 1. Tous ces mâles ne sont peut-être pas fertiles, mais il y a plus de femelles fécondées dans le croisement Pala-Torodi 1 que dans le témoin A (Bobo).

En novembre, à nouveau, la colonie Torodi 1 était croisée, avec les souches Pala (A) et Kano (B) :

mâles de A (Pala) × femelles de Torodi 1 (11 novembre 1969)
42 mâles fertiles
23 mâles stériles

mâles de B (Kano) × femelles de Torodi 1
3 mâles fertiles
70 mâles stériles

Les résultats montrent que, un an après l'établissement de la colonie Torodi 1, il demeure toujours un certain nombre d'hybrides. Si l'on considère les résultats et particulièrement les taux de mâles stériles obtenus lors des croisements de référence, la souche de Torodi 1 paraît plus près de l'espèce A que de l'espèce B.

En décembre 1969, nous avons procédé à de nouveaux croisements de référence :

femelles de A (Pala) × mâle de Torodi 1
52 mâles fertiles
1 mâle stérile

femelles de B (Kano) × mâles de Torodi 1
2 mâles fertiles
30 mâles stériles

On peut considérer que, à partir de ce moment, la colonie de Torodi 1 est devenue une colonie de l'espèce A.

3.2.3.2. *Etude sur la colonie « Paka » mélange artificiel de laboratoire.*

Une seconde étude fut entreprise au début du mois de juin 1969. Dans une même cage furent placées 100 nymphes d'*A. gambiae* B (Kano) et 100 nymphes d'*A. gambiae* A (Pala). Cette colonie, dénommée « Paka », a donné une F1 divisée en deux parties égales.

Une a été placée dans la pièce sèche, Paka 1, l'autre dans la pièce humide, Paka 2.

Les colonies de Djibo, Niamey, Torodi, avaient pour origine des *A. gambiae* A et B capturés dans la nature. Les études sur Paka 1 et 2, au contraire, portent sur des mélanges artificiels obtenus à partir de colonies de laboratoire de l'espèce A et de l'espèce B. Les colonies de Kano et de Pala sont maintenues dans notre insectarium depuis plus d'un an ; on peut donc supposer qu'elles sont bien adaptées aux conditions de captivité. Il est à notre avis important de le souligner, car on peut supposer que le fait de placer des moustiques sauvages ou directement issus de sauvages dans des conditions artificielles, comme celle d'un insectarium, risque de modifier plus ou moins leurs capacités d'adaptation et de les rendre plus ou moins compétitifs. C'est un fait reconnu que l'on rencontre des difficultés variables à établir ou à sélectionner des colonies, sans qu'on puisse en déterminer exactement la raison. On pourrait nous objecter que les espèces A et B, ou du moins les souches utilisées, ne possèdent pas, à un même niveau, la possibilité de s'adapter à nos conditions de captivité.

Les variations d'humidité relative ont été enregistrées d'octobre 1969 à mai 1970 et de juillet 1970 à

mai 1971. Les hydrographes enregistreurs ont été étalonnés périodiquement au moyen d'un psychromètre à moteur. La température a été enregistrée par thermographe.

De juillet à octobre 1969, l'humidité relative a été sensiblement la même dans la pièce « humide » et dans la pièce « sèche » : 80-90 % d'humidité relative. Cette époque correspondait d'ailleurs à la saison des pluies. Au mois de novembre de la même année, l'humidité relative descendait à 30-40 % dans la pièce sèche et s'y maintenait jusqu'en mai 1970 où elle remontait à 60 %. Au mois de juin, les humidités relatives étaient sensiblement les mêmes dans les deux pièces, 80-90 %. Pendant toute cette période, l'humidité relative se maintenait à 80-90 % dans la chambre humide. Les températures enregistrées variaient de 23 à 28°C, mais au même moment nous n'observions pas de différence supérieure à 1°C entre la chambre sèche et la chambre humide. Les deux pièces sont, rappelons-le, dans le même bâtiment, au rez-de-chaussée, très proches l'une de l'autre, et, de plus, orientées de la même façon.

Lors du mélange initial, nous avons en présence des mâles et femelles de l'espèce A (AA), des mâles et femelles de l'espèce B (BB). La première génération, F1, est composée de mâles et femelles AA, mâles et femelles BB, femelles AB et mâles AB qui sont stériles. Les femelles hybrides de la F2 peuvent s'accoupler à des mâles de l'espèce A ou de l'espèce B et donner naissance, comme dans les croisements en retour (cf. 3-1), à des femelles fertiles et à des mâles dont une certaine proportion l'est également. Dans chacune des cages de maintien, nous avons périodiquement disséqué un certain nombre de mâles, pour étudier leur fertilité. Il nous paraît, en effet, que cet examen permet de suivre l'élimination éventuelle d'une des deux espèces. La fertilité de tous les mâles traduit l'absence de croisement interspécifique. Les résultats (tabl. 3) montrent que la stérilité, voisine de 50 % à la F2, va en augmentant pour atteindre 80 % aux mois d'août et septembre. Il faut noter, cependant, que le pourcentage d'éclosion est plus élevé à la même époque que ne laisse escompter le pourcentage de mâles stériles (tabl. 4). Ceci semble indiquer un manque de compétitivité de mâles stériles. A partir de février 1970, les pourcentages de mâles fertiles augmentent et il n'y a pratiquement plus de stérilité au mois de juillet de la même année.

Il convient de rappeler, pour expliquer l'utilisation du pourcentage d'éclosion, que les femelles d'anophèles ne s'accouplent qu'une fois. Si l'accouplement se produit avec un mâle stérile, les œufs pondus pendant toute la vie de la femelle ne sont pas fécondés.

Nous avons alors procédé à des croisements de Paka 1 et Paka 2 avec les souches ancestrales :

La colonie Paka 1, maintenue en chambre sèche, donnait une F1 fertile lors de croisements avec l'espèce B (Kano) ; avec l'espèce A (Pala), par contre, les mâles de la F1 étaient stériles (tabl. 5).

La colonie Paka 2, gardée en chambre humide, donnait un croisement fertile avec l'espèce A (Pala) ; les mâles de la F1 étaient stériles dans le croisement avec l'espèce B.

Dans un cas, celui de la chambre humide, il y a eu élimination de l'espèce B ; dans la chambre sèche, c'est l'espèce A qui a disparu.

3.2.3.3. *Etude sur la colonie « Kapa ».*

De novembre 1970 à avril 1971, nous avons procédé à une nouvelle étude sur le mélange Pala-Kano. Les colonies ont été appelées Kapa 1 en chambre sèche et Kapa 2 et chambre humide.

Au début de cette expérimentation, les conditions climatiques étaient les mêmes que l'année précédente : 80 à 90 % d'humidité relative dans la chambre humide, 30 à 40 % dans la chambre sèche. Mais, le 9 février 1971, nous assistions à une remontée du front inter-

TABLEAU 4

Etude du pourcentage d'éclosion des œufs de Paka 1 et de Paka 2

Souche	Date	Nombre d'œufs	Nombre d'éclosions	% d'éclosions
Paka 1	11 août 1969	188	80	42,55
	21 août 1969	175	113	64,57
Paka 2	11 août 1969	212	93	43,87
	25 août 1969	175	27	15,43
Témoin Pala	11 août 1969	203	203	100

TABLEAU 5

Croisements effectués en juillet 1970 entre des colonies hybrides A-B maintenus depuis 1 an :
— dans une pièce sèche ; Paka 1 ;
— dans une pièce humide : Paka 2 ;
— et les colonies parentales A et B.

Paka 1 : chambre sèche			Paka 2 : chambre humide		
Mâles Paka 1 32 mâles — stériles : 31 — fertile : 1 ±	×	femelles A 32 femelles	Mâles Paka 2 22 mâles — stérile : 1 — fertiles : 21	×	femelles A 18 femelles
Femelles Paka 1 42 mâles — stériles : 40 — fertile : 0 — non disséqués 2	×	mâles A 65 femelles	Femelles Paka 2 11 mâles — stérile : 0 — fertiles : 11	×	mâles A 19 femelles
Mâles Paka 1 42 mâles — stérile : 0 — fertiles : 42	×	femelles B 47 femelles	Mâles Paka 2 4 mâles — stériles : 4 — fertile : 0	×	femelles B 50 femelles
Femelles Paka 1 30 mâles — stérile : 1 — fertiles : 29	×	mâles B 46 femelles	Femelles Paka 2 33 mâles — stériles ; 33 — fertile ; 0	×	mâles B 55 femelles
Conclusion : Espèce B			Conclusion : Espèce A		

TABLEAU 6

II[e] Etude de l'évolution de la stérilité chez les mâles lors d'un croisement A-B : Kapa (2 novembre 1970)

Date de dissection des mâles	Kapa 1 : chambre « sèche »				Kapa 2 : chambre « humide »			
	Fertiles		Stériles		Fertiles		Stériles	
	N	%	N	%	N	%	N	%
17 déc. 1970	14	35,9	25	64,1	17	39,5	26	60,5
6 janv. 1971					6	24	19	76
26 janv.					1		9	
2 fév.	11	36,7	19	63,3	18	45	22	55
8 mars	7		2		18	83,3	6	16,7
25 mars	24	36,4	32	63,7	23	69,7	10	30,3
5 avril					55	80,9	13	19,1
	4	26,3	15	73,7	23	92	2	8

tropical, vraisemblablement due à la mousson, se traduisant par des pluies anormalement importantes et surtout par une élévation à 70 % de l'humidité relative de la chambre sèche. L'humidité décrochait la semaine suivante, mais à nouveau, le 7 mars, remontait à 70 % et s'y maintenait jusqu'en fin mai, c'est-à-dire jusqu'à la saison des pluies. La saison sèche, 1970-1971, a été anormalement humide dans la région de Bobo-Dioulasso.

Les résultats (tabl. 6 et 7) montrent que la fertilité augmente plus vite dans la pièce humide que dans la pièce sèche. Parallèlement, le pourcentage d'éclosion croît plus rapidement dans la pièce humide. Dès le mois d'avril 1971, il n'y avait plus dans la colonie Kapa 2 que de l'espèce A (tabl. 8). A cette époque, la colonie Kapa 1 donnait encore une certaine proportion de mâles stériles dans les croisements avec l'espèce A. Au mois de septembre 1971, la colonie Kapa 1 ne contenait également plus que de l'espèce A.

Discussion.

Des expériences qui précèdent, il nous semble pouvoir dégager que l'humidité relative est un facteur important. Elle influe sur les mécanismes d'isolement spécifiques lorsqu'on a en présence un mélange des espèces A et B du complexe *A. gambiae*, en état d'hybridation introgressive. Si dans certaines expériences nous n'avons pas pu isoler l'espèce B en chambre dite « sèche », nous avons toujours, par contre, pu sélectionner l'espèce A en chambre humide. Pour Torodi 1 et Kapa 1, nous avons eu production de l'espèce A. Toutefois, il faut noter, pour Torodi 1, que les mécanismes d'isolement de l'espèce A ont mis beaucoup plus de temps à jouer dans la chambre sèche que dans la chambre humide. Les colonies ont été séparées en novembre 1968. En juin 1969, la colonie de chambre humide ne contenait plus que de l'espèce A ; il nous a fallu attendre novembre 1969, c'est-à-dire passer une seconde saison des pluies, pour observer l'espèce A seule dans la pièce sèche. Les variations climatiques observées, tout particulièrement la hausse anormale de l'humidité relative, au mois de février 1971, dans la région de Bobo-Dioulasso, se répercutant dans les pièces de l'insectarium, ont certainement influencé l'évolution de Kapa 1. On peut admettre que les effets de la saison sèche ne se sont fait sentir dans l'insectarium que du mois de novembre 1970 au mois de février 1971, alors que, normalement, l'humidité ne reparaît qu'au mois de mai.

Nous pensons qu'une humidité relative élevée est susceptible de provoquer l'isolement de l'espèce A à partir d'hybrides AB ou de polyhybrides par accouplement préférentiel avec des mâles de l'espèce A. Dans la nature, l'hybridation est peu fréquente (Coz, 1964 ; Ramsdale et Leport, 1967 ; White, 1970), mais si elle se produit, les conditions climatiques jouent un rôle dans la préservation de l'intégrité des espèces. Les femelles hybrides s'accoupleront dans une direction déterminée par les facteurs climatiques et notamment l'humidité relative. Après deux ou trois croisements en retour, les aberrations chromosomiques provoquant la stérilité sont éliminées et l'on n'obtient plus que des mâles fertiles appartenant à l'une ou l'autre des espèces.

Dans la nature, les conditions de l'accouplement sont malheureusement peu connues. Insecte nocturne, l'anophèle adulte ne paraît mener une vie active que la nuit. Les *A. gambiae* éclosent après la tombée de la nuit ; c'est encore la nuit que les femelles sont fécondées et qu'interviennent les repas de sang dont dépend la maturation des ovaires. Il est probable que les essaims de fécondation ne se forment que dans des situations écologiques particulières. Si par erreur se produisent des croisements interspécifiques, ils sont rapidement corrigés.

En captivité, le problème est différent du fait de la taille des cages ; les croisements interspécifiques sont fréquents, suivis de multiples croisements en retour. Toutefois, on peut admettre que, dans nos conditions de travail, ces derniers ne se produisent pas au hasard,

Tableau 7

Etude de l'évolution du pourcentage d'éclosion des œufs des colonies Kapa 1 et Kapa 2

Date de mise en éclosion des œufs	Kapa 1 : chambre « sèche »			Kapa 2 : chambre « humide »		
	Eclosions	Total	%	Eclosions	Total	%
21 déc. 1970	11	54	20,4	34	136	25
27 janv. 1971	68	786	8,7			
8 fév. 1971	61	182	33,5	169	174	97,1
18 fév. 1971	64	107	59,8	71	155	45,8
15 mars 1971	107	181	59,2	122	142	85,9
20 avril 1971	81	132	61,4	105	117	89,7

TABLEAU 8

Résultats des croisements exectués entre les colonies hybrides maintenues :

— dans une pièce « sèche » : Kapa 1 ;
— dans une pièce « humide » : Kapa 2 ;
avec les colonies ancestrales A et B.

Kapa 1. — chambre « sèche »			
avril 1971			
Mâles Kapa 1	femelles A	Femelles Kapa 1	mâles A
mâles : 3 stériles : 3 ±	femelles : 19	mâles : 15 fertiles : 8 stériles : 6	femelles : 35
Mâles Kapa 1	femelles B	Femelles Kapa 1	mâles B
mâles : 7 stériles : 7	femelles : 6	mâles : 35 stériles : 35	femelles : 45
septembre 1971			
Mâles Kapa 1	femelles B	Femelles Kapa 1	mâles B
mâles : 24 stériles : 24	femelles : 20	mâle : 1 stérile : 1	femelles : 3
Kapa 2. — chambre « humide »			
avril 1971			
Mâles Kapa 2	femelles A	Femelles Kapa 2	mâles A
mâles : 10 fertiles : 10	femelles : 9	mâles : 46 fertiles : 46	femelles : 30

mais sont sous la dépendance de l'humidité. Suivant son importance, elle favorise l'activité de l'une ou de l'autre espèce.

Parmi les hypothèses qui peuvent être proposées, nous retenons une plus grande activité des mâles et une différence de survie entre les deux espèces.

Dans une humidité relative élevée, une plus grande activité des mâles appartenant à une espèce donnée, par exemple l'espèce A, ou des insectes issus de croisements en retour avec l'espèce A, entraîne la disparition de l'espèce B.

De même, les conditions de l'expérimentation peuvent favoriser une espèce au détriment de l'autre. Certains auteurs trouvent que l'espèce B survit moins bien que l'espèce A, lorsque l'humidité relative est élevée. Ceci est net pour une série d'expérimentations (BRENGUES et COZ, 1973) où les différences observées sont significatives, mais l'est moins dans une autre étude (COZ et PICQ, 1972).

Ces deux hypothèses se rejoignent quant à leurs conséquences : avec une meilleure survie ou une plus grande activité sexuelle, les mâles d'une espèce déterminée sont plus compétitifs que ceux de l'autre espèce. Quand l'humidité relative est élevée, c'est l'espèce A qui l'emporte. Par contre, c'est l'espèce B qui domine quand le déficit de saturation s'accroît. Notons cependant que ces deux espèces se conservent normalement en cage lorsqu'elles sont placées seules en atmosphère sèche ou en atmosphère humide, ce qui prouve bien qu'il s'agit d'un phénomène de compétition.

4. LA SEX-RATIO DANS LES CROISEMENTS A-B.

Lors des croisements interspécifiques, on observe quelquefois des perturbations de la sex-ratio des hybrides. C'est ce qui se passe lors du croisement des mâles de l'espèce B avec des femelles d'*A. merus* ou des femelles d'*A. melas* (DAVIDSON, 1964). Par contre, pour des croisements interspécifiques A-B, la sex-ratio est pratiquement normale (DAVIDSON, *loc. cit.*).

Le croisement de mâles de l'espèce A par des femelles de l'espèce B donne 55 % de mâles (383). Le croisement de mâles de l'espèce B par des femelles de l'espèce A produit 49 % de mâles (1.445).

Les résultats obtenus à Bobo-Dioulasso sont sensiblement les mêmes que ceux de DAVIDSON (*loc. cit.*) : la sex-ratio n'est pas notablement perturbée (tabl. 9). Nous notons un certain abaissement du pourcentage des mâles issus du croisement : mâles de l'espèce A par femelles de l'espèce B. Cela va en sens inverse des résultats donnés par DAVIDSON, mais nous ne pensons pas devoir en tenir compte. Nous admettons, en conclusion, que la sex-ratio n'est pas notablement perturbée dans les croisements A-B et la considérons comme normale.

TABLEAU 9

Résultats des croisements effectués entre différentes souches des espèces A et B du complexe *A. gambiae*

Mâles	Femelles	Nombre de mariages	Total des adultes	Mâles %
A	A	139	10 513	48,77
B	B	2	244	53,28
A	B	5	683	41,14
B	A	10	833	50,90

5. CONCLUSION.

L'analyse de la répartition géographique des espèces ouest-africaines du complexe *A. gambiae* nous a amené à constater que, dans les zones de forêt, à forte pluviométrie et haute humidité relative, on ne rencontrait que l'espèce A. L'espèce B, par contre, n'a été trouvée que dans les régions plus sèches. Il est connu depuis longtemps qu'*A. melas* se limite à la zone littorale, ses larves étant adaptées à des eaux à haute teneur en sel marin.

Outre ces études, certaines observations, relatives au maintien en insectarium de colonies composées d'un mélange des espèces A et B, font penser que l'humidité joue un certain rôle de sélection.

Nous avons tenté de le démontrer, au cours de plusieurs séries d'expériences, en maintenant des colonies mixtes dans des conditions différentes d'humidité relative. Après une phase d'hybridation introgressive, plus ou moins longue, on obtient, en cage, l'isolement d'une seule espèce. Si l'humidité est élevée, l'espèce B est éliminée ; elle n'est sélectionnée que pour des basses hygrométries.

Il a été démontré que, dans la nature, il pouvait y avoir une certaine hybridation entre les espèces A et B. Elle se produit dans des conditions encore mal définies, à notre avis, en relation avec la climatologie. C'est vraisemblablement, au point de convergence de deux phénomènes saisonniers, saison sèche et saison des pluies, quand l'humidité relative est moyenne, que se produisent les accouplements interspécifiques. Encore faut-il ajouter que les conditions écoclimatiques sont vraisemblablement plus importantes que les conditions climatiques générales. Les recherches devront, à l'avenir, être orientées sur le comportement sexuel des *A. gambiae*, et notamment sur les heures et lieux d'accouplement.

Les croisements entre les espèces A et B peuvent être, à notre avis, considérés comme des erreurs de la nature. Elles sont rapidement corrigées par une série de croisements en retour unidirectionnels, sous la dépendance de facteurs externes. Ces croisements en retour permettent l'élimination du chromosome sexuel hétérologue et la réapparition d'une espèce entièrement fertile.

Si, dans certains cas, on peut expliquer la similitude morphologique d'espèces différentes par une sélection parallèle d'allèles géniques, dans un même contexte écologique, on peut également proposer l'introgression comme facteur de ressemblance. A notre avis, il faut rattacher à cette dernière hypothèse les ressemblances que nous avons observées entre les espèces A et B. Elles nous ont fait rejeter (COZ, 1973 *a*) certains caractères de distinction proposés par d'autres auteurs. Dans les zones étudiées, il nous est apparu impossible de séparer morphologiquement les espèces A et B. Il se produit sans doute un échange de gènes faible mais suffisant pour empêcher la séparation des courbes représentatives des distributions de caractères.

Les rapports entre l'espèce A et *A. melas* dans les zones communes sont plus difficiles à saisir. Nous suspectons une certaine hybridation, mais elle n'est pas démontrée. Une certaine analogie de caractères morphologiques nous incite à y penser ; l'introgression, si elle se produit, doit être restreinte et n'intéresser qu'une infime partie des populations.

Il serait intéressant de reprendre ces études au Sénégal, où, du fait de l'écrasement des zones climatiques le long de l'Océan Atlantique, on observe, sur quelques kilomètres, la présence des trois espèces ouest-africaines du complexe *A. gambiae*.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 31 mai 1972.

BIBLIOGRAPHIE

BRENGUES (J.) et COZ (J.), 1972. — Réceptivité comparée à la filariose de Bancroft de trois espèces du complexe *Anopheles gambiae* Giles (1902) présentes en Afrique de l'Ouest. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.* (à paraître).

COLUZZI (M.), 1968. — Cromosomi politenici delle cellule nutrici ovariche nel complesso *gambiae* del genere *Anopheles*. *Parassitologia*, **10**, 179-184.

COLUZZI (M.) et SABATINI (A.), 1967. — Cytogenetic observations on species A and B of the *Anopheles gambiae* complex. *Parassitologia,* **9,** 73-88.

COZ (J.), 1973 *a.* — Contribution à l'étude du complexe *A. gambiae*. Répartition géographique et saisonnière en Afrique de l'Ouest. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.,* **11,** 3-31.

COZ (J.), 1973 *b.* — Contribution à la biologie du complexe *A. gambiae* en Afrique occidentale. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Ent. méd. et Parasitol.,* **11,** 33-40.

COZ (J.), DAVIDSON (G.), CHAUVET (G.) et HAMON (J.), 1968. — La résistance des anophèles aux insecticides en Afrique tropicale et à Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.,* **6,** 207-210.

COZ (J.) et HAMON (J.) — Le complexe *Anopheles gambiae* en Afrique occidentale. *Riv. Malariol.,* **43,** 233-245.

COZ (J.), SALES (S.), EYRAUD (M.), BRENGUES (J.) et SUBRA (R.), 1966. — Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone de forêt humide dense, la région de Sassandra, République de Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S. T.O.M., sér. Ent. méd.,* **7,** 13-42.

COZ (J.) et PICQ (J.-J.), 1972. — Etude en laboratoire de la réceptivité à *Laverania falcipara* d'*A. gambiae A* et *A. gambiae B. .Bull. Soc. Path. exot.* (à paraître).

CUENOT (L.), 1936. — *L'Espèce,* G. Doin et C^ie^, Paris, 310 pp.

DAVIDSON (G.), 1964. — *Anopheles gambiae,* a complex of species. *Bull. Org. mond. Santé,* **31,** 625-634.

DAVIDSON (J.), 1969. — Genetical control of *Anopheles gambiae. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. et Parasitol.,* **7,** 151-154.

DAVIDSON (G.) et JACKSON (C. E.), 1962. — Incipient speciation in *Anopheles gambiae* Giles. *Bull. Org. mond. Santé,* **27,** 303-305.

DAVIDSON (G.), ODETOYINBO (J. A.), COLUSSA (B.) et COZ (J.), 1970. — A field attempt to assess the mating competitiveness of sterile males produced by crossing 2 member species of the *Anopheles gambiae* complex. *Bull. Org. mond. Santé,* **42,** 55-67.

DOBZHANSKY (T.), 1951. — Genetics and the origin of species. *Columbia University Press,* 364 pp.

DOBZHANSKY (T.) et BOESIGER (E.), 1968. — Essais sur l'évolution. *Masson et Cie,* éd., Paris, 117 pp.

DOBZHANSKY (T.) et SPASSKY (B.), 1959. — *Drosophila paulistorum,* a cluster of species in *statu nascendi. Proc. nat. Acad. Sci.,* **45,** 419-428.

GOMA (L. K. H.), 1963. — The sexual activity of *Anopheles gambiae* Giles. *Biochem. J.,* **89,** 75.

HALDANE (J. B. S.), 1922. — Sex-ratio and sterility in hybrid animals. *Jour. of Gen.,* **12,** 101-109.

MARCHAL (E.), 1959. — Variation de la population anophélienne d'une mare à salinité variable de la région de Konakri (Guinée française). *Bull. Inst. Fr. Afr. noire (A),* **21,** 180-203.

MASON (G. F.), 1964. — The causes of male sterily in *Anopheles gambiae* A-B group crosses. *Riv. Malariol.,* **43,** 185-190.

MAYR (E.), 1942. — Systematics and the origin of species. *Columbia University Press,* New York, 334 pp.

MAYR (E.), 1963. — Animal species and evolution. *Harvard University Press.,* 797 pp.

RAMME (W.), 1930. — Revisionen und Neubeschreibungen in der Gattung *Pholidoptera* Wesm. (Orth., Tettigon.). *Berlin Zool. Mus. Mitt.,* **16,** 798-821.

RAMSDALE (C. D.) et LEPORT (G. H.), 1967. — Studies on the *Anopheles gambiae* complex in West Africa. *Bull. Org. mond. Santé,* **36,** 494-500.

RIBBANS (C. R.), 1944 *a.* — Differences between *Anopheles melas* (*A. gambiae* var. *melas*) and *Anopheles gambiae.* The larval pecten. *Ann. trop. Med. Parasit.,* **38,** 85-86.

RIBBANS (C. R.), 1944 *b.* — Differences between *Anopheles melas* and *Anopheles gambiae.* Salinity relations of larvae and maxillary palp banding of adult females. *Ann. trop. Med. Parasit.,* **38,** 88-98.

SERVICE (M. W.), 1970. — Identification of the *Anopheles gambiae* in Nigeria by larval and adult chromosomes. *Ann. trop. Med. Parasit.,* **64,** 131-136.

THOMPSON-MUIRHEAD, 1945. — Studies on the breeding places and control of *Anopheles gambiae* var. *melas* in coastal districts of Sierra Leone. *Bull. ent. Res.,* **36,** 185-252.

WHITE (G. B.), 1970. — The use of cytogenetical methods for identification of *A. gambiae* complex mosquitoes in the study of african malaria vectors. *Cong. int. Parasitol. Comm.,* Washington D.C.